

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Robert Pacák

Interpretace makroekologických patrností (patterns) a indexů: jejich souvislost, taxonomická invariance a sukcese společenstev

Meaning of macroecological patterns and indices: mutual links, taxon invariance and successional sequences of assemblages

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Arnošt Leoš Šizling PhD.

Konzultant: Doc. RNDr. Lucie Juříčková PhD.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 14. 8. 2016

Robert Pacák

Poděkování:

V první řadě bych rád poděkoval svému školiteli Mgr. Arnoštu Šizlingovi PhD., který mě trpělivě a přívětivě vedl při sepisování této práce a ochotně mi odpovídal na každý můj dotaz. Dále bych rád poděkoval své konzultantce doc. RNDr. Lucii Juříčkové PhD., která mi svými odbornými znalostmi pomohla vyhodnotit závěry mé práce. Obrovský dík také patří mé rodině a přátelům, kteří mě motivovali a pomáhali mi ustát kritické chvíle.

Abstrakt

Tato diplomová práce si klade za cíl zodpovědět tři základní otázky. Prvním cílem této práce je analyzovat míry na abundanci závislé alfa a gama diverzity a zjistit, zdali jsou taxonomicky invariantní, neboli že splňují slabý zákon taxonomické invariance. Jinými slovy bylo mým cílem dokázat, že alfa a gama diverzity téhož společenstva budou nižší na vyšší taxonomické úrovni (např. na úrovni rodů), než na nižší taxonomické úrovni (např. na úrovni druhů), nezávisle na použitém řádu diverzity. Zvolil jsem přístup přímým matematickým důkazem a ukázal jsem, že vztahy pro výpočet alfa a gama diverzity jsou taxonomicky invariantní. Mimo toho jsem se věnoval i vybrané míře beta diverzity nultého řádu, tedy speciálnímu případu, kdy vzácné i hojné druhy stejně přispívají do výpočtu diverzity. Podařilo se mi ukázat, že tato speciální míra beta diverzity může při přestupu mezi taxonomickými úrovněmi růst i klesat.

Druhým cílem této práce bylo vyšetřit vliv abundancí na grafickém znázorňování preferencí druhů k různým faktorům prostředí. Za tímto účelem jsem navrhl novou metodiku, která vychází z RANKových grafů. Tato metodika by měla odfiltrovat zdánlivé preference druhů, ke kterým může dojít při nerovnoměrném sběru dat, tedy v případě, že se v datech častěji vyskytují lokality s jednou hodnotou faktoru prostředí. Dále byla tato metodika navržena, aby brala v úvahu abundance druhů na lokalitách sběru, které jsem navíc vážil podobně jako u výpočtů diverzity. Navrženou metodiku jsem testoval na druzích suchozemských měkkýšů nasbíraných na transektu podél západní Evropy a severní Afriky. Výsledky jsem poté konzultoval s odborníci na měkkýše, doc. Lucií Juříčkovou. Výsledky naznačují, že metodika je příliš mladá a má stále příliš mnoho nedostatků, aby mohla být aplikována v praxi jako exaktní biologický nástroj.

Posledním cílem této práce bylo prozkoumat, jak závisí vybrané makroekologické patrnosti biodiverzity na vážení abundancí druhů Hillovými čísly. Konkrétně bylo mým cílem prozkoumat vliv vážení abundancí druhů na latitudiální gradient diverzity a na vztah mezi produktivitou a diverzitou. Z mých výsledků plyne, že řád diverzity může mít vliv na signifikanci makroekologických patrností.

Klíčová slova: diverzita, Hillova čísla, RANKové grafy, latituda, produktivita

Abstract

This diploma thesis aims to answer three different questions. First aim of this thesis was to analyze measures of alpha and gamma diversity based on Hill numbers and find out, if these measures fulfill the weak principle of taxonomic invariance. In other words, my aim was to prove, independently of used order of diversity, alpha and gamma diversity will be always lower for higher taxonomic groups (eg. genus), than for lower taxonomic groups (eg. species). For this purpose, I used direct mathematical proof, and I showed, that equations for alpha and gamma diversity are both taxonomic invariant. Moreover, I analyzed one specific measure of beta diversity as well. I showed, that beta diversity of order zero may increase or decrease in taxonomic switch.

Second aim of this thesis was to examine influence of abundances on visualising of preferences of species for different environmental factors. For this purpose I designed new methodology based on well-known RANK plots. This methodology should filter the influence of irregular data collectioning. In other words, this methodology should consider the case, that values of environmental factors in data are not uniform, which may result into apparent preferences of species. Moreover, this methodology is designed to take into considerations abundances of species as well. These abundances may be weighed, similar to case of weighed diversity measures. I tested this methodology on malacological data from west Europe and north Africa transect. I consulted my results with malacologist doc. Lucie Juříčková. My results show, that my methodology is still too young and yet inappropriate as a biological tool.

Last aim of this thesis is to examine the influence of diversity order on macroecological patterns, specifically on latitudinal gradient of diversity and productivity diversity relationship. My results suggest, that order of diversity may affect the significance of macroecological patterns.

Key words : Diversity, Hill numbers, RANK plots, latitude, productivity

Obsah

1	Úvod	9
2	Teoretická část	10
2.1	Biodiverzita – informace schovaná v číslech.....	10
2.1.1	Míry gama diverzity.....	11
2.1.2	Vlastnosti gama diverzity	14
2.1.3	Alfa diverzita	15
2.1.4	Vlastnosti alfa diverzity	17
2.1.5	Beta diverzita	18
2.1.6	Míry beta diverzity pro presence absence data – indexy diverzity.....	19
2.1.7	Taxonomická invariance měř a indexů diverzity	20
2.2	Přítomnost druhu a jeho abundance jako indikátor prostředí	22
2.3	Latitudiální gradient biodiverzity	24
2.4	Vztah mezi produktivitou a diverzitou	26
3	Metody	30
3.1	Data	30
3.2	Software	31
3.3	Výpočty k taxonomické invarianci.....	32
3.4	Preference prostředí	33
3.5	Latitudiální gradient biodiverzity	38
3.6	Vztah mezi produktivitou a diverzitou	40
4	Výsledky	41
4.1	Řády diverzity a „zdvojovací vlastnost“	41
4.2	Taxonomická invariance gama diverzity	44
4.3	Taxonomická invariance alfa diverzity	47
4.4	Jostova beta diverzita nultého řádu.....	48
4.5	Druhy jako indikátor prostředí	50
4.6	Latitudiální gradient biodiverzity	51
4.7	Vztah mezi produktivitou a diverzitou	56
5	Diskuze	59
5.1	Taxonomická invariance biodiverzity	59
5.2	Preference prostředí	60
5.3	Latitudiální gradient biodiverzity	64

5.4	Vztah mezi produktivitou a diverzitou	66
6	Závěr.....	67
7	Zdroje	68
8	Matematické důkazy	74

1 Úvod

Výzkum biodiverzity je jedním z ústředních témat ekologie. Od druhé poloviny minulého století je běžné kvantifikovat biodiverzitu regionální (tzv. gama diverzitu), biodiverzitu lokální (tzv. alfa diverzitu) a poměr regionální a lokální biodiverzity, tedy beta diverzitu (Whittaker 1960). Jen několik let na to byla gama diverzita obohacena o možnost proporcionálního vážení vzácných a hojných druhů takzvanými řády diverzity (Hill 1973). Tento způsob vážení byl relativně nedávno rozšířen i na alfa a beta diverzitu (Jost 2006, 2007, Tuomisto 2010).

Přestože mnoho je o těchto mírách již známo (např. Chao *et al.* 2012), existují stále nezodpovězené otázky. V první části diplomové práce se snažím rozšířit teoretický základ měr biodiverzity o taxonomickou invarianci. Prvním cílem této práce je zjistit, jak se biodiverzita daného společenstva mění při přechodech mezi taxonomickými úrovněmi.

Ve druhé části této diplomové práce vyvíjím metodu, která má graficky ukázat preference druhů k různým hodnotám faktorů prostředí. Tato metoda rozšiřuje teorii obyčejných RANKových grafů (Nekola *et al.* 2008) o vážení proporcionálních abundancí druhů, které je podobné jako u měr diverzity. Druhým cílem této práce je znázornit preference druhů suchozemských měkkýšů k různým parametrům prostředí a otestovat tak nově navrženou metodiku.

V třetí a čtvrté části této diplomové práce se zabývám globálními trendy biodiverzity, jmenovitě latitudiálním gradientem diverzity a vztahem mezi produktivitou a diverzitou. V ekologii je obecně známo, že se počet druhů předvídatelně mění se zeměpisnou šířkou nebo primární produktivitou. V této diplomové práci si kladu otázku, zdali je signifikance závislosti mezi produktivitou a diverzitou a mezi latitudou a diverzitou závislá na užití míře diverzity.

2 Teoretická část

2.1 Biodiverzita – informace schovaná v číslech

Pojem diverzita je znám v mnoha vědních odvětvích, od fyziky až po psychologii (Jost 2006). Není proto divu, že i biologové se snažili popsat číselným údajem různorodost společenstva a pro tento číselný údaj se vžil název biodiverzita.

Před více než padesáti lety vyšel článek, který zásadním způsobem ovlivnil pohled biologů na biodiverzitu. Whittaker (1960) totiž rozdělil celistvou biodiverzitu oblasti (tzv. gama diverzitu) na dvě odlišné složky, tj. alfa a beta diverzitu. Tím učinil jeden z nejvýznamnějších teoretických objevů v dějinách biologie.

Ve výsledku nám Whittaker (1960) dal ucelený návod, jak se na biodiverzitu podívat. Celý nápad se zrodil ze snahy konkrétním číslem shrnout co nejvíce informací o společenstvu. Přestože Whittaker nebyl první, kdo se tímto problémem zabýval (např. Jaccard 1912) byl vůbec prvním, kdo si uvědomil, že biodiverzita je příliš komplexní na to, aby mohla být dostatečně informativně popsána jedním číslem. Právě odtud se zrodil nápad, že společenstvo může být popsáno více než jedním číselným údajem. Konkrétně Whittaker (1960) navrhl tři složky biodiverzity a to alfa, beta a gama diverzitu. Gama (γ) diverzita je ukazatelem celkové diverzity oblasti gama diverzity. Naproti tomu alfa (α) diverzita popisuje, jak velkou diverzitu mají jednotlivé lokality, z nichž se skládá oblast gama diverzity. Beta (β) diverzita je ukazatelem toho, jak moc se mezi sebou liší druhové složení lokalit, na kterých je počítána alfa diverzita, zkráceně *alfa lokalit*.

Gama diverzita logicky předchází alfa i beta diverzitě, proto nebudu respektovat abecední posloupnost a popíšu nejprve gama složku biodiverzity. Whittaker (1960) stanovil gama diverzitu jako ukazatel, který by měl popsat jednu celistvou oblast z hlediska počtu druhů, tedy zkráceně počet druhů v určené oblasti. Rozdělením celé této oblasti (oblasti gama diverzity) do několika dílčích území (alfa lokalit) se naskytne možnost spočítat průměrný počet druhů na těchto lokalitách. Tento průměr diverzit jednotlivých částí oblasti gama diverzity se nazývá alfa diverzita (např. Whittaker 1960, Jost 2006, Tuomisto 2010). Problematice alfa diverzity a především jejímu průměrování se budu

věnovat v dalších kapitolách. Důležité je ale zmínit na první pohled snadno přehlédnutelný fakt, že alfa diverzita je číselný údaj, který podává informaci o oblasti gama diverzity, nikoliv o jednotlivých alfa lokalitách.

Beta diverzita je v praxi možná nejpoužívanější kvantifikátor biodiverzity, přestože má s počtem druhů pramálo společného. Číselný údaj beta diverzity by měl podle Whittakera (1960) vypovídat o tom, jak moc se mezi sebou liší druhová složení jednotlivých alfa lokalit. Beta diverzita proto nemusí nutně souviset s celkovou druhovou bohatostí oblasti gama diverzity nebo alfa lokalit. Například subsaharská a subarktická poušť neoplývají mnoha druhy organismů, nicméně jejich vzájemná beta diverzita bude velká – mají naprosto odlišné druhové složení. Naopak dva těsně geograficky sousedící deštné pralesy oplývají velkým druhovým bohatstvím – vysokou gama diverzitou – ale sdílí spolu velké množství těchto druhů a jejich vzájemná beta diverzita je tudíž nízká.

Beta diverzita je jediná složka biodiverzity, která se nedá zjistit přímo z dat, ale je nutné ji vždy spočítat z gama a alfa diverzity. Whittaker (1960) původně navrhl pro její výpočet podílem gama a alfa složek diverzity (tzv. multiplikativní vztah) tj. $\beta = \gamma / \alpha$. Tento způsob výpočtu byl v dalších letech pozměněn, a vznikla druhá, rozdílem daná (tzv. aditivní) forma výpočtu, tj. $\beta = \gamma - \alpha$. Další vztahy pro výpočet beta diverzity na sebe nenechaly dlouho čekat a výsledkem je nespočet druhů beta diverzity, každá je dána jiným vztahem a každá má mírně odlišnou interpretaci (Tuomisto 2010).

2.1.1 Míry gama diverzity

Nejjednodušší míra gama diverzity je počet druhů neboli „species richness“, kterou označím N . Při pohledu na testované společenstvo očima ekologa toto číslo nemusí být příliš vypovídající, protože nebere v úvahu četnosti jednotlivých druhů. Vzhledem k tomu může být pouhý počet druhů zavádějícím ukazatelem biodiverzity. Proto byly dlouhou dobu využívány různé míry entropie (např. Rényi 1961), především tzv. Shannonova entropie (H),

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \log p_i , \quad (1.1)$$

kde N je počet druhů ve společenstvu (neboli již zavedená „species richness“) a p_i je proporcionální abundance i -tého druhu, vypočtená jako $p_i = \frac{N_i}{\sum_i^N N_i}$, kde N_i je počet jedinců i -tého druhu, a $\sum_i^N N_i$ je součet všech jedinců všech druhů. Navíc platí, že součet proporcionálních abundancí všech druhů je roven jedné, tedy $\sum_{i=1}^N p_i = 1$. Shannonova entropie ve statistické fyzice určuje míru neurčitosti systému, tedy jakýsi vnitřní chaos (Pielou 1966, Shannon 2001).

Dalším vztahem využívaným jako míra diverzity byl Gini-Simpson index - GS,

$$GS = 1 - \sum_{i=1}^N p_i^2 , \quad (1.2)$$

který je roven pravděpodobnosti, že dva náhodně vybraní jedinci ze společenstva o N druzích budou náležet k různým druhům (Hill 1973). Stejně jako Shannonovu entropii H **(1.1)** a GS index **(1.2)** lze pomocí proporcionálních abundancí p_i vyjádřit i „species richness“ - N jako

$$N = \sum_{i=1}^N p_i^0 . \quad (1.3)$$

Vztahy **(1.2)** i **(1.3)** mají stejný základ, kterým je součet umocněných proporcionálních abundancí, který budu značit ve shodě s Jostem (2006) jako ${}^q\lambda$,

$${}^q\lambda = \sum_{i=1}^N p_i^q . \quad (1.4)$$

Suma ${}^q\lambda$ má pozoruhodnou vlastnost. Řád q v této sumě určuje váhu všech druhů ve společenstvu spolu s jejich proporcionální abundancí. Pro $q > 1$ mají hojně druhy váhu vyšší, než odpovídá jejich reálné proporcionální abundanci, přispívají proto k diverzitě ještě více, než by odpovídalo jejich skutečné proporcionální abundanci. Pro $q < 0$ je váha abundancí vzácných druhů vyšší než váha abundancí druhů hojných, pro $q = 0$ je váha abundancí všech druhů stejná. Pro $0 < q < 1$ platí, že jak roste řád, tak vzácné druhy ztrácejí na váze, stále však mají vyšší váhu, než odpovídá jejich reálné proporcionální abundanci (Hill 1973, Jost 2006, Tuomisto 2010).

Přestože se toto vysvětlení může někdy zdát přespříliš abstraktní, k dokonalému pochopení stačí snadné dosazení. Uvažme například společenstvo o dvou druzích, z nichž jeden má ve společenstvu devět jedinců a druhý druh je zastoupený jediným jedincem. Proportionální abundance prvního taxonu je tudíž 9/10, proporcionální abundance druhého druhu je 1/10. Pro $q = 2$ je tedy sumace **(1.4)** rovna 0,89 + 0,01. Je zřejmé, že ačkoliv obě proporcionální abundance ztratily na své hodnotě, menší z nich ztratila váhu mnohokrát víc.

Vztah **(1.4)** je tedy základem pro různé míry diverzity, ve kterých lze různě vážit proporcionální abundance druhů. Hill (1973) ukázal, jak lze ${}^q\lambda$ převést na skutečnou míru gama diverzity řádu q . Těmto řádům je někdy proto přezdíváno Hillova čísla (např. Jost 2006, 2007). Tyto míry gama diverzity budu označovat ${}^qD(\gamma)$ a jsou definovány jako

$${}^qD(\gamma) = ({}^q\lambda)^{\frac{1}{1-q}} = \left(\sum_{i=1}^N p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}. \quad (1.5)$$

Vztah **(1.5)** odpovídá přepočtu diverzity na tzv. číselné ekvivalenty užívané například v ekonomii (Adelman 1969). Jednotkou ${}^qD(\gamma)$ je vždy „efektivní druh“, který označím podle Josta (2006) *SpE*. Pojem „efektivní“ značí spíše „stejně abundantní v kontextu řádu q “. To znamená, že je-li gama diverzita ${}^3D(\gamma)$ například 3.66, tak to značí, že je ve společenstvu asi 3.66 stejně abundantních druhů, nicméně při výpočtu diverzity dávám asi trojnásobnou váhu hojným druhům na úkor vzácných druhů.

Hill (1973) a Jost (2006) odvodili vztah **(1.5)** různými způsoby. Hill (1973) zobecnil Simpsonův vzorec **(1.2)**. Jost (2006) naproti tomu rozšířil sumaci **(1.4)** o řád diverzity q a ukázal, že má-li mít míra diverzity jednotku SpE , vyústí tato míra ve vztah **(1.5)**.

Vztah **(1.5)** není definovaný pro $q=1$, což je řád diverzity, kde by každý druh měl mít právě takovou váhu, kterou mu dává jeho reálná proporcionální abundance. Hill (1973) si však všiml, že limita vztahu **(1.5)** existuje a dává

$$\lim_{q \rightarrow 1} {}^qD(\gamma) = \exp\left(-\sum_{i=1}^N p_i \ln p_i\right) = \exp(H) . \quad (1.6)$$

Existence limity v bodě jedna vlastně říká, jak by vztah vypadal, kdyby byl pro řád jedna definovaný. To znamená, že hladce navazuje na nejbližší možné řády diverzity, a je to tedy velmi relevantní odhad. Písmeno H ve vztahu **(1.6)** je Shannonova entropie **(1.1)**. Jak se tedy vlastně liší diverzita prvního řádu a entropie? Jost (2006) říká, že užívat samostatně Shannonovu entropii jako míru diverzity není vhodné, a ukazuje, že změna entropie nemusí přesně korespondovat se změnou diverzity. To jinými slovy znamená, že klesne – li například diverzita společenstva na polovinu, číselný údaj vypočtený ze vztahu **(1.1)** neklesne na polovinu, ale pouze na $\log \frac{1}{2}$. Tento problém však nenastane, bude-li Shannonova entropie H transformována exponenciální funkcí, jak je definováno ve vztahu **(1.5)**. V tom případě klesne míra gama diverzity pro $q = 1$, ${}^1D(\gamma)$, přesně na polovinu. Pro $q=2$ přechází vztah **(1.5)** na modifikovaný Gini-Simpsonův vzorec **(1.2)**.

Zmíněné míry diverzity jsou vhodné pro výpočet taxonomické diverzity. Idea Hillových čísel byla však rozvinuta i na fylogenetickou (Chao *et al.* 2010, Chiu *et al.* 2014), funkční (Chao *et al.* 2014) a genetickou (Jost 2008) diverzitu.

2.1.2 Vlastnosti gama diverzity

Než shrnu dosavadní poznatky o alfa a beta diverzitě, upozorním na několik vlastností vztahu **(1.5)**. První důležitou vlastností je, že řád diverzity nijak neovlivní

diverzitu společenstva, ve kterém mají všechny taxony stejnou proporcionální abundanci, tedy $p_i = \frac{1}{N}$ pro všechna i . Všechna taková společenstva budou mít nezávisle na řádu diverzitu N , což je počet druhů ve společenstvu, neboli zmiňovaná „species richness“. Tuto vlastnost jako první zmínil Jost (2006). Přesto ji však formálně nedokázal, proto důkaz přikládám v příloze **[Důkaz I]**.

Z výše uvedeného vyplývá další vlastnost, kterou Jost (2006) nazval „doubling property“, tj. „zdvojovací vlastnost“. Pokud je ve společenstvu N stejně abundantních druhů a vlivem nějaké disturbance (např. moru) jich polovina vymře, diverzita se sníží právě na $\frac{N}{2}$.

Poslední důležitá vlastnost, která není příliš patrná, by se dala nazvat „nezávislost na počtu jedinců“. Tato vlastnost plyne přímo z definice pojmu proporcionální abundance. Jostova gama diverzita je nezávislá na změnách v počtech jedinců ve společenstvu, vedou-li ke stejnému proporčnímu zastoupení jedinců různých druhů. Například na jedince bohaté společenstvo o dvou druzích, které čítají 500 a 1000 jedinců, zasáhne silná přírodní disturbance. První druh je velmi přizpůsobivý a nezemře proto ani jeden jedinec. Naopak druhý druh vymře na $\frac{1}{4}$ své původní velikosti, tedy zbyde pouhých 250 jedinců. Gama diverzita (všech řádů) bude ovšem shodná pro společenstvo před i po disturbanci, protože poměr abundancí (tj. 1:2) druhů zůstal zachován, pouze se prohodilo pořadí druhů podle početnosti. Tato vlastnost je velmi důležitá, neboť ukazuje, že od jediného čísla biolog nemůže očekávat informace popisující celý příběh dané oblasti.

2.1.3 Alfa diverzita

Alfa diverzitou je myšlena průměrná diverzita jednotlivých území, ze kterých se skládá celá oblast gama diverzity. Jinými slovy, alfa diverzita je průměrnou gama diverzitou alfa lokalit, ze kterých se skládá celá oblast gama diverzity. Je tedy třeba, aby alfa diverzita byla vypočtena stejným způsobem (Whittaker 1960, Jost 2007).

Whittaker (1960) původně navrhl alfa diverzitu pro dvě lokality. Alfa diverzitu šlo vyjádřit jako počet všech druhů na první lokalitě plus počet všech druhů na druhé lokalitě

děleno dvěma. Jeho původní návrh byl poměrně nedávno zobecněn pro Hillova čísla – řády (Jost 2007, Tuomisto 2010). Výsledkem jsou ovšem minimálně tři známé míry alfa diverzity, které se liší především technikou průměrování a svou interpretací.

První míru alfa diverzity nazvu podle jejího objevitele Jostovou alfa diverzitou a budu ji značit ${}^q D(\alpha_R)$. Jedná se vážený průměr gama diverzit přes všechny alfa lokality v oblasti gama diverzity, který je přepočtený na číselné ekvivalenty, tedy

$${}^q D(\alpha_R) = \left(\frac{\sum_{j=1}^S w_j^q \sum_{i=1}^{M_j} p_{ij}^q}{\sum_{j=1}^S w_j^q} \right)^{\frac{1}{1-q}}, \quad (1.7)$$

kde M_j je počet druhů na j -té alfa lokalitě, S je počet alfa lokalit a w_j je váha j -té lokality, spočtena jako počet jedinců všech druhů na j -té lokalitě ku počtu všech jedinců všech druhů v celé oblasti gama diverzity, tedy $\frac{\sum_i^{M_j} N_{ij}}{\sum_i^N N_i}$. Poslední člen p_{ij} je proporcionální abundance i -tého druhu na j -té lokalitě a je spočtena jako počet jedinců i -tého druhu na j -té lokalitě ku počtu všech jedinců všech druhů v j -té lokalitě, tedy $\frac{N_{ij}}{\sum_i^{M_j} N_{ij}}$. Jost (2007) však upozorňuje, že logicky nutná podmínka k tomu, aby alfa diverzita byla vždy nižší nebo rovna gama diverzitě, je splněna pouze ve dvou specifických případech. Buď musí být řád diverzity roven nule či jedné, anebo si musí být navzájem rovny váhy všech alfa lokalit w_j , tedy na všech lokalitách musí být stejný počet jedinců všech druhů.

Ve vztahu (1.7) řád diverzity váží proporcionální abundance druhů, ale i proporcionální zastoupení alfa lokalit. Přestože není pro řád jedna definován, limita existuje a dává

$$\begin{aligned} \lim_{q \rightarrow 1} {}^q D(\alpha_R) &= \exp \left(- \sum_{j=1}^S w_j \sum_{i=1}^{M_j} p_{ij} \ln p_{ij} \right) \\ &\equiv {}^1 D(\alpha_R) \end{aligned} \quad (1.8)$$

(Jost 2007), což je exponenciálně transformovaný vážený průměr Shannonových entropií alfa lokalit.

Tuomisto (2010) popsala další dvě míry alfa diverzity. Tyto dvě míry mají stejný výpočetní vztah, pouze jinou teoretickou předlohu, a proto je budu uvádět jako jedinou míru alfa diverzity. Pojmenuji ji Tuomisto alfa diverzita a označím ji podle objevitelky ${}^qD(\alpha_T)$. Výpočetní vztah této alfa diverzity řádu q je

$${}^qD(\alpha_T) = \left(\sum_{j=1}^S w_j \sum_{i=1}^M p_{ij}^q \right)^{\frac{1}{1-q}}. \quad (1.9)$$

Vztah (1.9) se liší na první pohled od vztahu (1.7) především tím, že ve vztahu (1.9) nejsou řádem diverzity váženy proporcionální abundance jednotlivých alfa lokalit. Z toho plyne, že vztah (1.7) proto vede pro $q = 0$ na aritmetický průměr počtu druhů na alfa lokalitách. Vztah (1.9) místo toho vede pro všechny řády na vážený průměr počtu druhů na alfa lokalitách, který ovšem není napodruhé vážen řádem diverzity (Chao *et al.* 2012). Přestože ani vztah (1.9) není definován pro $q = 1$, limita existuje a je rovna limitě ve vztahu (1.8). Budu tedy značit, že $\lim_{q \rightarrow 1} {}^qD(\alpha_T) \equiv {}^1D(\alpha_T) = {}^1D(\alpha_R) \equiv {}^1D(\alpha)$.

Alfa diverzitu spočtenou ze vztahu (1.9) lze podle Tuomisto (2010) interpretovat dvěma způsoby - jako průměrný počet druhů na alfa lokalitě, anebo jako počet efektivních druhů ve virtuální kompoziční alfa lokalitě. Virtuální kompoziční alfa lokalita je taková alfa lokalita, která má přesně průměrnou diverzitu (průměr je vzat přes všechny alfa lokality).

2.1.4 Vlastnosti alfa diverzity

Všechny uvedené míry alfa diverzity mají stejné vlastnosti jako míra gama diverzity (1.5). První vlastnost říká, že pokud je na všech alfa lokalitách stejný počet druhů, které mají navíc stejné abundance, potom jsou obě alfa diverzity libovolného řádu rovny počtu druhů na alfa lokalitě. Stejně jako u gama diverzity je tato vlastnost již popsána (Jost 2007, Tuomisto 2010), ne však formálně dokázána, proto důkaz přikládám [Důkaz II]. Od první

vlastnosti se odvíjí logicky druhá, tedy „zdvojeovací vlastnost“, a nezávislost na počtu jedinců plyne opět přímo z definice proporcionální abundance.

2.1.5 Beta diverzita

Beta diverzita byla původně navržena jako podíl gama a alfa diverzity (Whittaker 1960). Tento vztah však během let doznal značného vývoje a dnes existuje více než třicet různých měr beta diverzity (Tuomisto 2010, 2011).

Jostova multiplikativní (podílová) beta diverzita,

$${}^qD(\beta_R) = \frac{{}^qD(\gamma)}{{}^qD(\alpha_R)}, \quad (1.10)$$

je tzv. nezávislá na Jostově alfa diverzitě (Jost 2007; Jost *et al.* 2010). Tato nezávislost byla původně neprávňě zaměněna za statistickou nezávislost (Veech & Crist 2010), nicméně jedná se o nezávislost „matematickou“ (Jost 2010, Chao *et al.* 2012). To znamená, že vysoká/nízká alfa diverzita nemusí rovnou vyústit ve vysokou/nízkou beta diverzitu, jak je tomu například při použití původního GS indexu **(1.2)** (Jost 2007).

Tuomisto (2010) na rozdíl od Josta (2006) specifikovala beta diverzitu jak multiplikativní, tak aditivní formou. Multiplikativní beta diverzitu podle Tuomisto (2010),

$${}^qD(\beta_{TM}) = \frac{{}^qD(\gamma)}{{}^qD(\alpha_T)}, \quad (1.11)$$

Ize v závislosti na použité teoretické předloze alfa diverzity interpretovat dvojím způsobem. Pojmu-li alfa diverzitu jako průměrný počet druhů na alfa lokalitu, tak beta diverzita určuje, kolikrát více efektivních druhů se nachází v celé oblasti gama diverzity ve srovnání s její průměrnou alfa lokalitou. V druhém případě – alfa diverzita je počet efektivních druhů na virtuální kompoziční alfa lokalitě – beta diverzita vyjadřuje počet těchto virtuálních jednotek v celé oblasti gama diverzity (Tuomisto 2010).

Tuomisto aditivní beta diverzita ${}^qD(\beta_{TA})$ je definovaná pouze pro první zmíněnou interpretaci Tuomisto alfa diverzity – průměrný počet druhů v alfa lokalitě (Tuomisto 2010). Interpretace takto vypočtené beta diverzity je potom počet efektivních druhů, o kolik má oblast gama diverzity více oproti průměrné alfa lokalitě. Vztah pro její výpočet je

$${}^qD(\beta_{TA}) = {}^qD(\gamma) - {}^qD(\alpha_T) . \quad (1.12)$$

Mírák diverzity založených na Hillových číslech dal Jost (2006) název „True diversity“ – volně přeloženo jako „ta pravá diverzita“. Tento odvážný název se setkal s mnohou kritikou (Hoffmann & Hoffmann 2008, Gorelick 2011). Název je ovšem podle Josta (2009) zvolen pouze orientačně – kvůli nejasnostem v terminologii měř diverzity. Například Tuomisto (2010, 2011) toto názvosloví podporuje. Já každopádně v této diplomové práci zůstanu u méně konfliktní terminologie.

2.1.6 Míry beta diverzity pro presence absence data – indexy diverzity

Na abundanci závislé míry diverzity se v ekologické literatuře netěší přílišné oblibě (ale například Angeler & Drakare 2013, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013, Finn *et al.* 2013, Skácelová & Lepš 2013).

Pro řád nula a právě dvě alfa lokality vedou vztahy **(1.10)** a **(1.11)** na známé tzv. indexy diverzity. Vztah **(1.10)** vede na Whittakerův index β_w (Jost 2006; Whittaker 1960; Koleff *et al.* 2003), který lze vyjádřit jako

$$\beta_w = \frac{2a + 2b + 2c}{2a + b + c} \quad (1.13)$$

kde a je počet druhů, které mají obě alfa lokality společné, b a c je počet jedinečných druhů v jedné, respektive druhé alfa lokalitě.

Vztah (1.11) vede na transformovaný Jaccardův index β_J ,

$$\beta_J = \frac{a}{a + b + c}, \quad (1.14)$$

a Sorensenův index β_S ,

$$\beta_S = \frac{2a}{a + b + c} \quad (1.15)$$

(Jaccard 1912, Koleff *et al.* 2003, Tuomisto 2010). Tyto indexy a mnoho jiných jsou asi nejpoužívanější míry beta diverzity současné ekologie (Koleff *et al.* 2003). Indexům beta diverzity se někdy přezdívá „spatial turnover“ nebo „species turnover“ (ale Vellend 2001).

Všechny tyto indexy mají jinou interpretaci a tvar, jsou na sebe však často snadno přepočitatelné (Vellend 2001; Tuomisto 2010). Například platí, že $\beta_w = 2 - \beta_S$. Tyto indexy označil Jost (2006) za „superfluous“ – nadbytečné, právě kvůli jejich snadné odvoditelnosti z uvedených měr beta diverzity.

2.1.7 Taxonomická invariance měr a indexů diverzity

Termín taxonomická invariance je v moderní ekologii znám již více než půl dekády (Storch & Šizling 2008; Šizling *et al.* 2008). Autoři přišli se zcela novou myšlenkou, která říká, že ekologické patrnosti mohou vypadat odlišně pro různé taxony, nebo jsou naopak pro všechny taxony stejné, a tyto patrnosti jsou tedy tzv. taxonomicky invariantní. Tato charakteristika ekologické patrnosti tedy vypovídá o tom, jak moc je daná patrnost obecně biologicky platná. Například latitudiální gradient diverzity není platný pro tučňáky (*Sphenisciformes*).

Pro kvantifikování taxonomické invariance ekologické patrnosti autoři navrhli dva principy taxonomické invariance. Silný princip taxonomické invariance stanoví, že patrnost je invariantní vůči taxonomickým změnám uvnitř jakékoli, i uměle vymezené (např. pro všechny druhy probírané na ZŠ) skupiny. Slabý princip taxonomické invariance

naopak stanoví, že patrnost je invariantní uvnitř fylogeneticky, nebo ekologicky definované skupiny (taxonu nebo ekologickému guildy).

Na taxonomickou invarianci můžeme nahlížet v zásadě dvěma úhly pohledu. Za prvé nás může zajímat, zdali se biologická pravidla (patterns) mění pro taxony na stejné fylogenetické úrovni, tedy například jestli je vztah mezi zeměpisnou šířkou a diverzitou stejný, nebo alespoň rámcově podobný u ptáků (*Aves*) a savců (*Mammalia*).

Taxonomickou invarianci lze však zkoumat také pro skupinu organismů na společné fylogenetické větvi, podle jejich taxonomické úrovně. Jinými slovy je otázkou, je-li patrnost stejná (podobná) pro taxon a jeho libovolný subtaxon, například tedy jestli je vztah mezi zeměpisnou šířkou a diverzitou stejný pro všechny ptáky (*Aves*), skupinu letců (*Neognathae*) a dravců (*Falconiformes*).

Uvedené míry na abundanci závislé diverzity nebyly podle mých znalostí ještě nikdy testovány právě z hlediska taxonomické invariance. V této diplomové práci testuji dvě uvedené hypotézy:

Hypotéza 1: Míra gama diverzity jakéhokoliv řádu stejně jako všechny míry alfa diverzity jakéhokoliv řádu splní slabý zákon taxonomické invariance. To znamená, že gama a alfa diverzita fylogeneticky vyššího taxonomického stupně (například rodů) musí být vždy nižší nebo rovna diverzitě nižšího fylogenetického stupně (například druhů), přičemž rovnost nastává pouze v případě, kdy každý rod v daném společenstvu obsahuje právě jeden druh. Tato nerovnost je biologicky snadno interpretovatelná a přirozená – diverzita společenstva musí nutně stoupat s poklesem taxonomické úrovně. Například společenstvo jednoho rodu (*Ro*) rostlin o čtyřech druzích (*Dr*) po deseti jedincích (*Je*) rozdělených do dvou alfa lokalit bude mít gama diverzitu jedna na úrovni rodu, čtyři na úrovni druhů a čtyřicet na úrovni jedinců, tedy $Je > Dr > Ro$. Při jakékoliv změně v počtech jedinců musí nezávisle na řádu platit stejná nerovnost pro gama diverzitu i pro její průměr – tedy alfa diverzitu.

Hypotéza 2: Jostova beta diverzita nultého řádu se bude libovolně měnit při změně taxonomické úrovně. To znamená, že například při přestupu z rodové na druhovou úroveň taxonomické diverzity se může beta diverzita snížit i zvýšit. Vycházím

z předpokladu, že vzájemná podobnost alfa lokalit například na rodové úrovni vychází pro řád nula z počtu stejných rodů v různých alfa lokalitách. Alfa lokality mohou obsahovat sice shodné rodové skupiny organismů, které ale mohou náležet k různým druhům, a tím pádem by se beta diverzita měla zvýšit. Naopak, pokud všechny stejné rody ve všech alfa lokalitách budou obsahovat zároveň stejné druhy, beta diverzita celého společenstva se tím sníží, protože se zvýší podobnost alfa lokalit (zvýší se počet stejných taxonů v alfa lokalitách).

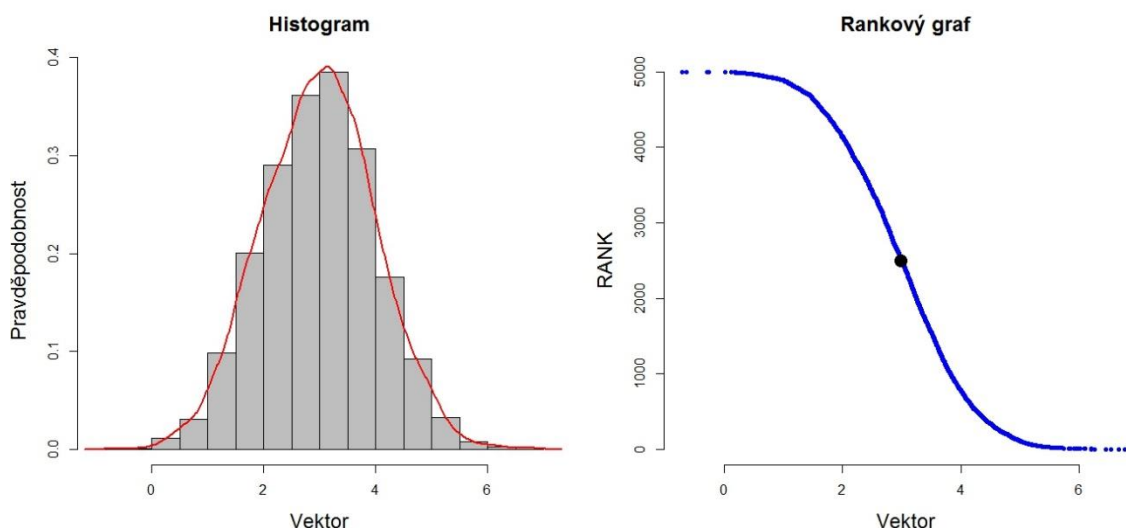
2.2 Přítomnost druhu a jeho abundance jako indikátor prostředí

Jednou z ústředních otázek ekologie je, zdali druh dokáže indikovat faktory prostředí, ve kterém se vyskytuje. Jednou z metod, jak preference druhů ke svému životnímu prostředí znázornit jsou i tzv. „RANKové grafy“.

RANKové grafy byly do biologie uvedeny R. Whittakerem (1965) jako tzv. „dominance-diverzity curve“, vžil se jim však název „rank-abundance plots“, tedy grafy RANK – abundance, kde na horizontální ose je RANK a na vertikální je abundance druhů ve společenstvu, která je často v logaritmickém měřítku (McGill *et al.* 2007). RANK na horizontální ose je pořadí od jedné do počtu nalezených druhů (i.e. délka RANK osy je rovna N), kde první druh v pořadí má nejnížší relativní abundanci, a poslední druh nejvyšší. Křivka proložená body grafu je tedy nerostoucí, často dokonce konvexně klesající – to znamená, že křivka klesá zpočátku příkře a na konci zvolna (McGill *et al.* 2007), což ukazuje dramatický pokles relativní abundance nalezených druhů – většina druhů je vzácných.

RANKové grafy lze snadno metodicky spojit s histogramy (obr. 1). Platí, že tam, kde je křivka procházející body RANKového grafu konvexní, je křivka hustoty pravděpodobnosti nad histogramem klesající, a tam, kde je křivka RANKového grafu konkávní, je hustota rozdělení pravděpodobnosti rostoucí. Je tedy zřejmé, že existence právě jednoho inflexního bodu v RANKovém grafu ukazuje, že hustota rozdělení pravděpodobnosti má právě jeden extrém – maximum (Nekola *et al.* 2008).

Histogramy mají oproti RANKovým grafům tu nevýhodu, že do každého sloupce slučují určitý počet hodnot – tzv. binning. Toto slučování lze provádět několika způsoby, každé slučování však s sebou nese částečnou ztrátu informace (Gray *et al.* 2006, Magurran & Henderson 2003). RANKové grafy naproti tomu vynášejí každou hodnotu zvlášť, a tak nedochází k žádné ztrátě informace.



Obrázek 1: Histogram a RANKový graf

Na obrázku jsou dva grafy. Histogram vlevo je vykreslen z vektoru, který obsahuje pět tisíc náhodných čísel vygenerovaných z normálního rozdělení se střední hodnotou tři a směrodatnou odchylkou jedna. Vpravo je RANKový graf téhož vektoru. Inflexní bod (vynesený černou barvou) na RANKovém grafu je přesně ve střední hodnotě vygenerovaného vektoru – v hodnotě tři. Pro tento bod se mění křivka hustoty pravděpodobnosti nad histogramem z rostoucí na klesající.

RANKové grafy jsou již dlouhá léta účinnou zobrazovací metodou aplikované statistiky, fyziky i biologie (např. Copas 1999, Xu *et al.* 2011, Shao *et al.* 2011). V této diplomové práci se zaměřím na použití RANKových grafů jako zobrazovacího nástroje, který ukazuje, jak moc je druh schopen indikovat své prostředí. Rozvinu teorii těchto grafů s uvažováním proporcionálních abundancí druhů a randomizací odfiltruji vliv náhody.

2.3 Latitudiální gradient biodiverzity

Při pohledu na distribuci organismů na Zemi se nelze ubránit otázce: „Proč je v tropech o tolik více druhů než kdekoliv jinde?“. Možná nejznámější a nejstarší ekologická patrnost, tedy pokles počtu druhů od rovníku k pólům (Rosenzweig 1995, Hawkins 2001, Gaston 2000) se někdy poněkud nepřesně nazývá latitudiální gradient diverzity. Přestože se ekologové již více než 20 let (Rosenzweig 1995) snaží tuto patrnost vysvětlit, konkrétní mechanismus stále uniká.

Latitudiální gradient diverzity je takřka univerzální pro všechny terestrické a dokonce i mnoho vodních organismů, s výjimkou například tučňáků (Brown 2014) nebo trubkonosých ptáků (Chown *et al.* 1998). Navíc lze vypořádat, že směrem k rovníku se mění nejen počet druhů, ale i intenzita některých biologických procesů, jako například herbivorie (Lim *et al.* 2015).

Počet druhů na lokalitě zcela jistě závisí na tom, kolik druhů vzniká a zaniká za nějaký časový interval, tedy na míře speciace a extinkce. Na nejobecnější rovině lze tedy uvažovat dvě základní varianty vzniku latitudiálního gradientu (Jablonski *et al.* 2006).

- 1) Míra speciace v tropech byla vyšší než v jiných regionech, tedy tropy sloužily jako „kolébka“ nových druhů (Mannion *et al.* 2014).
- 2) Míra extinkce v tropech je/byla nižší než v jiných regionech. Tropy jsou tedy „muzeem“ druhového bohatství (Mannion *et al.* 2014).

Dalším faktorem, který by mohl stát za vznikem latitudiálního gradientu je míra imigrace a emigrace druhů. Při uvážení této třetí proměnné lze vytvořit mnoho modelů, které by vysvětlily existenci latitudiálního trendu počtu druhů. Ať je však příčinou latitudiálního gradientu extinkce, speciace nebo složitější mechanismus, stále nelze s jistotou říci, proč a jak latitudiální trend vznikl.

Hypotéz, které latitudiální gradient vysvětlují, je dnes již více než tři desítky (Brown 2014). Možná nejlépe tyto hypotézy rozdělili Mittelbach *et al.* (2007) na ekologické, evoluční a historické.

Historické hypotézy jsou založeny na společném jmenovateli, který říká, že organismy měly v tropech více času na diverzifikaci. Tropy po valnou část historie planety Země byly nejrozšířenějším biotem, takže zde muselo vzniknout i nejvíce druhů. Nabízí se ovšem otázka, proč nově vzniklé druhy nemigrovaly do jiných pásem. Na to odpovídá například teorie nikového konzervatismu (Wiens & Donoghue 2004), která říká, že taxonům z velké části určuje niku jejich společný předek. Tedy druhy s původně tropickým společným předchůdcem nemohly snadno migrovat do chladnějších klimatických pásem.

Jiným příkladem historických teorií by mohlo být pleistocenní cyklické zaledňování. Zatímco temperátní regiony byly silně zasaženy střídáním dob ledových a meziledových, dopady těchto cyklů na tropický pás byly značně nižší a tudíž zde organismy měly více času na diverzifikaci (Fischer 1961).

Je však možné, že latitudinální gradient počtu druhů byl patrný již v paleozoiku (Crame 2001, ale viz Mannion *et al.* 2014, který referuje absenci trendu v paleozoiku) a teorie o pleistocenním zaledňování by tedy nemohla být jedinou historickou příčinou.

Wiens *et al.* (2009) například ukázali, že skokanovité žáby mají v temperátních regionech méně druhů než v tropických lokalitách, což podle nich souvisí především s tím, že se do temperátních zón rozšířily později. Stejně tak se Pyron & Burbrink (2009) domnívají, že na současné rozložení různých druhů hadů v Americe měly vliv především historické a biogeografické události, spíše než rychlejší diverzifikace blíže k tropům.

Evoluční hypotézy se nezakládají na ohromném rozsahu anebo historii tropů, ale předpokládají, že v tropech je diverzifikace rychlejší než v temperátním pásu. Například kompetice (kompetiční teorie, která předvídá intenzivnější kompetici o zdroje v tropech) nebo predace (predační teorie, která naopak říká, že vyšší počet predátorů v tropech implikuje i různorodější kořist (Pianka 1966)) jsou možnými motory rychlejší diverzifikace. Kořist, která se musí ubránit predátorovi anebo druh ohrožený silnou kompeticí musí v „závodech ve zbrojení“ překonat svého soupeře, a tím předejít své vlastní extinkci. Vyšší intenzita těchto procesů může vést tedy i k rychlejší diverzifikaci (Mittelbach *et al.* 2007).

Empirické studie, které dokazují zvýšenou aktivitu různých biologických procesů v tropech, skutečně existují. Například Lim *et al.* (2015) ukázali, že herbivorie

vždyzelených stromů je v tropech vyšší než ve vyšších latitudách. Navzdory tomu však lze spekulovat o tom, že méně příznivé klima, které je charakterizované například vyššími výkyvy teploty a nízkou primární produktivitou bude urychlovat diverzifikaci více, než klidné tropické podnebí. Tato hypotéza je také podepřena empirickými studiemi (Botero *et al.* (2014), pro opačnou evidenci viz Weir (2014)). Navíc lze dohledat i výzkumy potvrzující rychlejší diverzifikaci různých skupin organismů v tropech. Například Cardillo (1999) zjistil, že v tropických regionech proběhla intenzivnější diverzifikace pěvců a otakárkovitých motýlů.

Ekologické hypotézy se snaží vysvětlit latitudiální gradient počtu druhů stávajícími vlastnostmi tropického prostředí, jako je například vysoká teplota, příznivé a stálé klima nebo vysoká primární produktivita (např. Clarke & Gaston 2006). Souvislost mezi diverzitou a primární produktivitou budu rozebírat v samostatné kapitole.

Již Pianka (1966) podotkl, že výzkum latitudiálního gradientu je závislý na míře diverzity, která je ve studii použita. Je diskutabilní nazývat patrnost trendem „diverzity“, když je při výzkumu latitudiálního gradientu využíváno míry počtu druhů. Nabízí se tedy otázka, jestli bude latitudiální gradient patrný i při započítání proporcionálních abundancí druhů, popřípadě při změně váhy hojných a vzácných druhů. Za účelem doplnit tuto mezeru v této práci vyšetřím latitudiální gradient botanické a malakologické diverzity z transektu podél západní Evropy pro různé řady diverzity.

2.4 Vztah mezi produktivitou a diverzitou

Z makroekologického hlediska jsou trendy biodiverzity na velkých i menších měřítkách dlouhodobě neobjasněnou záhadou. Globálně bychom mohli diverzitu popsat jako funkci různých proměnných, mezi které patří především produktivita, latituda, teplota aj. (Gaston 2000). Produktivita prostředí, latituda i teplota jsou však úzce provázané faktory prostředí. Například fakt, že nejvíce druhů je v tropech lze popisovat z hlediska teploty, neboť v tropech je nejtepleji (např. Allen *et al.* 2002), z hlediska latitudy (např. Brown 2014) nebo z hlediska primární produktivity (např. Mittelbach *et al.* 2001).

Vztah primární produktivity a diverzity vzbuzuje otázky a zájem biologů již více než dvacet let (Currie 1991). I přesto však ve vědeckých kruzích nepanuje stejný názor na to, jak tento vztah vypadá, tj. jaká je výsledná závislost produktivity (P) a počtu druhů (N). V zásadě lze odlišit dva základní pohledy. N může růst s produktivitou buď přímo, tj. vztah mezi produktivitou a diverzitou je čistě rostoucí (např. Wright *et al.* 1993), nebo je výsledný vztah unimodální (např. Grime 1973, Rosenzweig 1995). Unimodální vztah předpovídá jedno maximum počtu druhů pro střední míru produktivity a pokles směrem k extrémům. Navíc byl však popsán i vztah, který funkčně připomíná písmeno „U“ (tzv. U-shaped, Mittelbach *et al.* 2001).

Vztah mezi produktivitou a diverzitou je ovšem diskutabilní i z hlediska své univerzálnosti. Pärtel *et al.* (2007) například ukázali, že se závislost mezi produktivitou a diverzitou může měnit z unimodální na čistě rostoucí se změnou zeměpisné šířky. Hlavní problém je však určit, na jaké škále je závislost patrná (Waide *et al.* 1999, Mittelbach *et al.* 2001). Pozitivní závislost mezi N a P se zdá být pro velká měřítka plochy, jako například celé biomy (Hawkins & Porter 2003), nicméně na menších měřítkách může být závislost neutrální (Waide *et al.* 1999). Například na Kalifornských serpentinitech lze pozorovat rostoucí beta diversitu rostlinných společenstev s rostoucí produktivitou, což může být důsledkem toho, že vztah mezi produktivitou a diverzitou je odlišný na různých škálách (Harrison *et al.* 2006). To, že je vztah mezi počtem druhů a produktivitou patrný především na velkých měřítkách může být však i důsledek tzv. „species-area relationship“ (Waide *et al.* 1999), který ukazuje, že počet druhů třířázově roste s velikostí plochy (Storch *et al.* 2005). Jiným vysvětlením toho, že vztah mezi počtem druhů a produktivitou je patrnější na větších měřítkách je hypotéza „species poolu“. Ta říká, že počet druhů na menší ploše je determinován počtem druhů na větší ploše (Zobel 1997). Jediná teorie, která uspokojivě vysvětluje různé závislosti mezi počtem druhů a produktivitou je hypotéza heterogenity (Zhang *et al.* 2011). Tato hypotéza stanoví, že s produktivitou roste i heterogenita prostředí a umožňuje tedy vyšší specializace druhů. Nicméně heterogenita prostředí podle této teorie může být závislá i na měřítku, a proto se závislost mezi počtem druhů a produktivitou může lišit na různých měřítkách.

Původně byly podporované teorie, které předpokládají čistě rostoucí vztah mezi počtem druhů a produktivitou. Například hypotéza více individuí říká, že tam, kde je nízká produktivita, je i malý počet jedinců druhů a hrají velkou roli náhodné procesy, které často vedou k extinkci (a proto mají větší populace nižší pravděpodobnost extinkce). Jak roste produktivita, druhy nabývají na početnosti a tím roste i počet druhů (např. Wright *et al.* 1993). Tato teorie však předpokládá, že počet druhů bude funkcí počtu jedinců ve společenstvu. Šímová *et al.* (2011) však ukázali, že počet jedinců koreluje pouze slabě s počtem druhů, což vyvolává dohady o platnosti hypotézy.

Dnes jsou však nejvíce podporovány teorie, které předvídají unimodální vztah mezi N a P (Rosenzweig 1995). Asi nejznámější hypotéza, která předvídá unimodální vztah mezi produktivitou a počtem druhů je „Competitive exclusion hypothesis“, zde jako hypotéza kompetitivního vyloučení (Grime 1973, Huston 1979). Tato hypotéza předpokládá, že pro regiony s nízkou produktivitou nelze dosáhnout velké diverzity pro nedostatek zdrojů. Jak tedy roste produktivita, tak roste i počet druhů. V regionech s nejvyšší produktivitou však počet druhů klesá, neboť disproporčně narůstá kompetice druhů o zdroje. Tato hypotéza byla i mnohokrát podpořena experimentálními daty (např. Rosenzweig 1995; Mittelbach *et al.* 2001). Jiná hypotéza, podporující unimodální vztah pro rostlinná společenstva je založena na předpokladu, že rostliny se zvyšující produktivitou zvyšují převážně svou velikost, namísto svého počtu (Oksanen 1996).

Přestože existuje mnoho teorií, myšlenek, matematických postupů a experimentálních studií, které podporují tu či onou teorii (např. Abrams 1995, Tilman *et al.* 1996, Waide *et al.* 1999), je takřka nemožné rozhodnout, která teorie vysvětluje vztah mezi počtem druhů a produktivitou nejlépe. Všechny zmíněné hypotézy mají totiž metodologické nedostatky (Šímová *et al.* 2013). Jednou z velkých potíží, se kterou se lze setkat při porovnávání různých studií, je různá míra produktivity. Například Gillman *et al.* (2015) zjistili, že species richness rostlin roste s produktivitou měřenou produkcí gramů uhlíku na metr čtverečný a rok. Naproti tomu Harrison *et al.* (2006) měřili produktivitu normalizovaným indexem vegetačního rozdílu, NDVI. Další z možných měř produktivity je aktuální evapotranspirace, což je množství vody odpařené z povrchu listu vlivem evaporace a transpirace, měřena povětšinou v milimetrech na rok (Šímová *et al.* 2011). Na

Novém Zélandu Tonkin *et al.* (2013) našli pozitivní korelaci mezi N a produktivitou měřenou množstvím chlorofylu a .

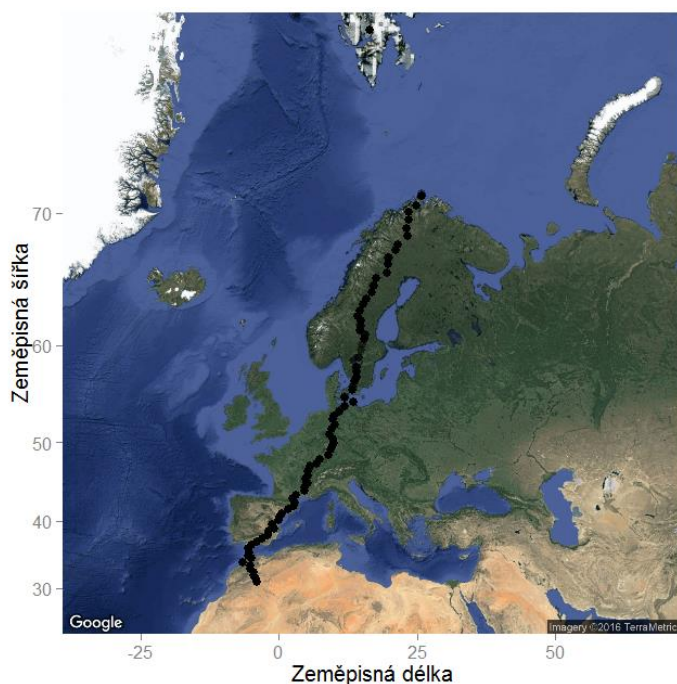
Problém s mírou produktivity lze obejít za předpokladu, že existuje „universální produktivita“, která ovlivňuje počet druhů všech taxonů stejně. Potom stačí přímé porovnání počtu druhů na různých lokalitách. Nalezení pozitivní korelace bude vést k závěru, že na místech s vyšším počtem druhů různých taxonů bude vyšší i „produktivita“. V posledních letech bylo provedeno mnoho studií, které se zaměřovaly na závislost počtu druhů různých taxonů (např. Bagchi *et al.* 2014). Výsledky však nejsou jednotné, ani při porovnávání vlivu flory na faunu. Ve španělském Katalánsku Hawkins & Pausas (2004) nenašli žádný vysvětlující vztah mezi počty druhů cévnatých rostlin a savců. Statisticky slabý vztah mezi počtem motýlích druhů a druhů cévnatých rostlin v Kalifornii našli Hawkins & Porter (2003). Poměrně silný vztah našli naopak Siemann *et al.* (1998) mezi počtem druhů členovců a rostlin v Americké Minesotě.

Přestože závislost mezi „diverzitami“ různých taxonů je poměrně dobře prozkoumaný jev, povětšinou se jedná pouze o závislost mezi počtem druhů (ale např. Siemann *et al.* 1998). Použití měř diverzity založené na Hillových číslech rozšiřuje uvedenou problematiku o novou dimenzi. Nabízí se totiž otázka, zcela nezávislá na existenci korelace mezi species richness obou taxonů. Lze se ptát, jak ovlivní abundance druhů a jejich vážení výslednou závislost mezi N a P , případně jestli diverzita různých řádů vykazuje stejnou závislost jako N obou skupin. Lze totiž očekávat, že existuje-li závislost mezi počtem druhů dvou skupin, bude existovat i podobná závislost mezi diverzitami různých řádů těchto skupin. Díky Hillovým číslům lze uvedené otázky zodpovědět. Mým cílem je tedy vyšetřit existenci korelační závislosti mezi počtem druhů malakologických společenstev a rostlinných společenstev a zjistit, jak se závislost mění při změně řádu diverzity q .

3 Metody

3.1 Data

Malakologická a botanická data použitá v této diplomové práci byla sbírána v letech 2011-2013 během jarních či letních měsíců. Sběr probíhal tak, že na každém půl stupni zeměpisné šířky na transektu západní Evropy (obr. 2) bylo vybráno pět co nejruznějších bodů o rozloze 10x10 metrů na lokalitě o průměru jednoho kilometru. Tam bylo zaznamenáno druhové složení plžů včetně abundancí a druhové složení rostlin včetně pokryvností. Faktory prostředí byly naměřeny ze vzorků půd. Každá pětice bodů je ve výpočtech alfa diverzity brána jako jedna alfa lokalita. Data byla sbírána školitelem, konzultantkou, Adélou a Petrem Pokornými, Evou Šizlingovou, Janem Novákem a Žofií a Bětou Juříčkovou s technickou podporou Tomáše Juříčky, Václava Valtra a Centra Polární Biologie JČU (jmenovitě Jakuba Žárského, Alexandry Bernardové a Jitky Klimešové) a finanční podporou grantu Davida Storchů.



Obrázek 2: Oblast sběru dat

Na obrázku je mapa Evropy, na které jsou černými body vyneseny lokality sběru dat použitých v této diplomové práci. Mapa byla vynesena v prostředí **R** za použití balíčku ggmap (Kahle & Wickham 2013).

3.2 Software

Všechny výpočty jsem provedl v prostředí **R**. Software **R** je freeware (volně dostupný software) který je běžně užíván pro analýzu biologických i nebiologických dat (R core Team 2016). Výhoda tohoto programovacího prostředí je především v jeho integrovaných statistických funkcích, díky kterým je zároveň široce užívaný jako výborný statistický nástroj. Toho programovací prostředí je velmi plastické a dynamické díky „balíčků“ funkcí, které jsou rovněž běžně ke stažení a které ještě více rozšiřují možnosti **R**. V této diplomové práci jsem využil tří neintegrováných balíčků funkcí. Z balíčku `reshape2` (Wickham 2007) jsem využil funkci pro manipulaci se strukturou dat a balíček `ggmap` (Kahle & Wickham 2013) jsem využil pro vynesení map transektu (více v sekci výsledky – latitudiální gradient diverzity). Balíček `limSolve` (Van den Meersche *et al.* 2009) jsem využil při analýze preferencí druhů suchozemských měkkýšů.

Pro výpočet gama diverzity jsem v softwaru **R** napsal funkci `gammaq (dat, q)`. Tato funkce přijímá dva vektory o libovolné délce. První vektor `dat` se skládá z absolutních četností taxonů ve společenstvu, tedy kladná celá čísla. Druhý vektor `q` jsou řády, pro které je diverzita spočtena. Funkce do paměti vytvoří objekt `gammaa`, kterým je opět vektor diverzit daných řádů. Je tedy zřejmé, že objekt `gammaa` má stejnou délku jako vstupní vektor `q`. Funkce spočítá i limitní případ pro $q \rightarrow 1$.

Výhodou této funkce je její snadné využívání a přehledný výstup. Funkce bez problému zvládá výpočet diverzity pro řády od -300 do 300, pro vyšší řády funkce naráží na zaokrouhlovací limit softwaru **R**.

Alfa diverzitu jsem spočítal pomocí funkce, kterou jsem nazval `alfa q (MAT, q)`. Tato funkce stejně jako přechází přijímá dva argumenty. První argument je matice `MAT` ($m \times n$) kde m (počet řádků) je maximální počet taxonů na alfa lokalitě a n je počet alfa lokalit. Sloupce tedy odpovídají absolutním počtům jedinců taxonů v alfa lokalitách. Druhým argumentem je opět vektor řádů `q`. Výstupem funkce jsou dva objekty, `alfaJ` a `alfaT`, kde `alfaJ` je vektor Jostovy alfa diverzity a `alfaT` je vektor Tuomisto alfa diverzity pro vstupní řády `q`. Funkce `alfa q (MAT, q)` stejně jako `gammaq (dat, q)` dokáže rozpoznat a spočítat i limitní případ pro $q \rightarrow 1$ a má stejně přehledný výstup. Funkce není vytvořena pro výpočet diverzity pro záporné řády.

Pro sloupcová data je netriviální získat vhodnou matici alfa četností kvůli často nestejnému množství taxonů v jednotlivých alfa lokalitách. Z toho důvodu jsem navrhl transformační funkci `upravy (sezn)` kde argument `sezn` je seznam (v **R** je tento objekt pojmenován `list`) vektorů absolutních četností taxonů na alfa lokalitách. Tento objekt lze ze sloupcových dat snadno získat pomocí funkce `split`. Obě funkce jsou k nahlédnutí na přiloženém CD.

3.3 Výpočty k taxonomické invarianci

Taxonomická invariance je dosud neprozkoumaná vlastnost na abundanci závislé gama a alfa diverzity. K ověření, zdali je alfa a gama diverzita taxonomicky invariantní, stačí teoreticky analyzovat vlastnosti měr těchto diverzit. V této diplomové práci jsem postupoval tak, že jsem vztahy **(1.5-9)** přepsal do obecných nerovností, které musí platit, jsou-li tyto míry diverzity taxonomicky invariantní (sekce Matematické důkazy).

Všechny nerovnosti pro alfa i gama diverzitu všech řádů jsem zjednodušil tak, že jsem namodeloval pouze nejjednodušší případ, kdy se při přechodu na nižší taxonomickou úroveň rozpadne pouze jeden taxon do právě dvou subtaxonů. Tento postup je naprosto korektní díky tomu, že princip všech vztahů pro výpočet alfa a gama diverzity je transformovaný součet umocněných proporcionálních abundancí. Využívám tedy kumulativního účinku sčítání. Všechny výsledné nerovnosti jsem algebraicky upravoval ekvivalentními úpravami až k triviálním tvrzením.

Tomuto postupu se přezdívá tzv. přímý matematický důkaz. Tento postup, stejně jako ostatní matematické důkazy zaručí, že dokazované tvrzení platí vždy, jsou-li splněny počáteční podmínky tvrzení. Zde jsem se mohl omezit na stejné podmínky uvedené ve vztahu **(1.1)**, tedy že všechny proporcionální abundance jsou kladné a jejich součet je jedna, a jednu logickou podmínku, a to, že součet proporcionálních abundancí subtaxonů je roven proporcionální abundanci taxonu.

Při dokazování, že Jostova beta diverzita nultého řádu se při změně taxonomické úrovně může zvýšit i snížit jsem postupoval opačně. Z triviálních nerovností jsem se ekvivalentními úpravami pokusil získat nerovnost beta diverzit různých taxonomických úrovní.

Matematický důkaz má tu výhodu, že je-li správně vypočtený, definitivně potvrdí platnost daného tvrzení. Tento postup se proto využívá především matematice a fyzice, kde je možné přesně definovat tvrzení. V biologii není matematický důkaz často vhodnou metodou, protože je mnohdy nemožné přesně a definovat exaktní tvrzení. V kontextu s výpočty diverzity je však naprosto adekvátní metodou protože tvrzení, které dokazují, lze přesně a exaktně definovat.

3.4 Preference prostředí

To, že měkkýši jsou schopni indikovat určité parametry svého prostředí je známo již padesát let (Ložek 1965). Lze tedy očekávat, že se druh bude nalézat spíše na takových lokalitách, které mají takovou hodnotu daného parametru prostředí, kterou druh preferuje. To ve znázornění RANKovým grafem znamená, že bodů v grafu bude více u preferovaných hodnot prostředí než u nepreferovaných, v extrémní situaci se bude druh nalézat pouze na lokalitách s preferovanou hodnotou prostředí (obr 3A).

Tento triviální přístup zobrazování preferencí má však mnoho omezení. Může se například snadno stát, že lokalit se zdánlivě preferovanou hodnou parametru prostředí je v oblasti výzkumu (tedy při sběru dat) více než ostatních lokalit, a znázorněná preference druhu k dané hodnotě prostředí lokality je tedy dána pouze vlivem náhody. Tento problém může nastat například u výzkumů prováděných na malé ploše.

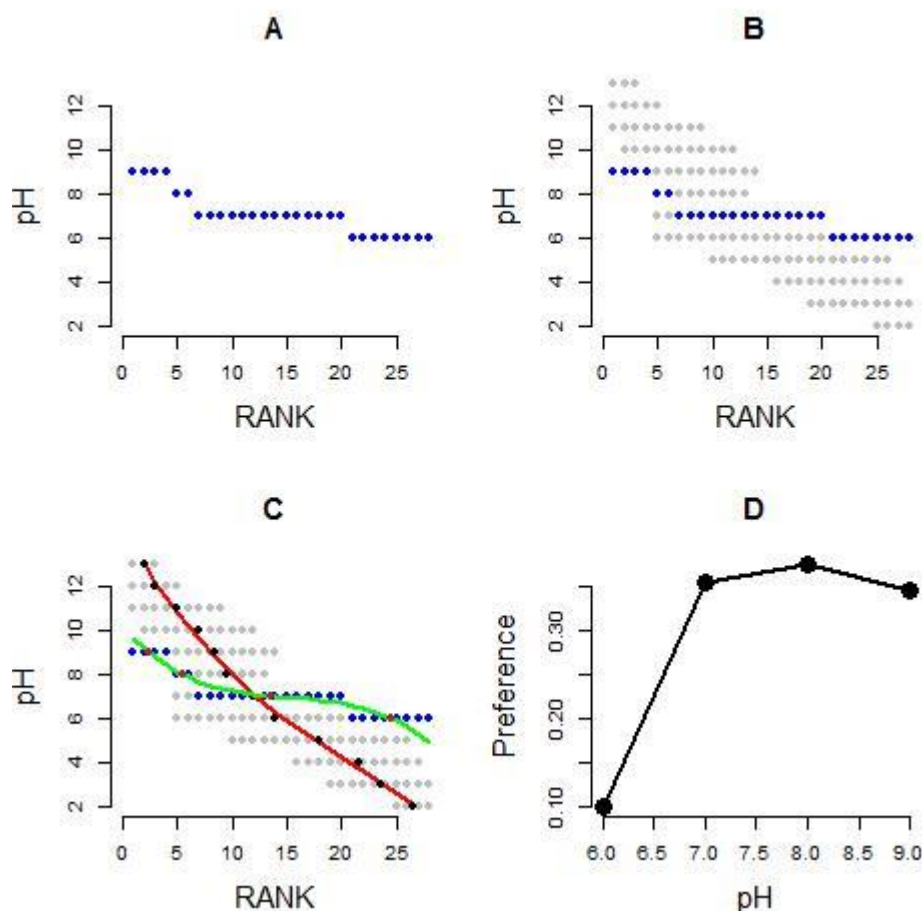
Tento náhodný šum lze odfiltrout randomizací – opakovaným náhodným rozmísťováním druhu na všechny lokality. Vynesením této randomizace do RANKových grafů je vytvořen „oblak“ náhodných umístění druhů (obr 3B) – vzniká randomizovaný RANKový graf. Interpretovat takto upravený graf již není triviální. Nelze s jistotou říci, že body výskytu druhu nad oblakem náhody druh preferuje – respektive že preferuje jejich měřenou hodnotu prostředí. Například druh, který silně preferuje nejnižší hodnotu naměřené proměnné a vyskytuje se tedy pouze na lokalitách s nejnižší hodnotou, bude mít drtivou většinu výskytů pod oblakem náhody.

Nejlepším způsobem jak interpretovat takto upravený RANKový graf je změřit, jak se oproti sobě liší rychlosti poklesů křivek procházející středními hodnotami RANKového

oblaku a středními hodnotami skutečného výskytu druhu (obr 3C). Tímto způsobem je brán zřetel jak na výskyt/nevýskyt druhů tak na potencionální nerovnoměrné rozložení hodnot prostředí napříč lokalitami sběru dat. Tam, kde je rychlost poklesu křivky skutečného výskytu nižší, než rychlost poklesu náhodné křivky, tam druh preferuje danou hodnotu prostředí (obr 3D).

Tuto rychlost lze změřit velmi snadno – derivací křivky proloženého polynomu. Derivace je matematický nástroj, který v nejbližším okolí každého bodu křivky určí její sklon. Tam, kde je derivace křivky kladná je křivka rostoucí, záporná derivace znamená klesající křivku. Nulová derivace může mít několik vysvětlení. Buď je křivka v okolí daného bodu konstantní, nebo se jedná o tzv. či extrém či inflexní bod s nulovou první derivací. Protože jsou body v RANKovém grafu vždy klesající nebo konstantní, derivace proložené křivky bude vždy nekladná. Rozdíl rychlostí poklesu křivek náhodného a skutečného výskytu druhu je tedy rozdíl derivací těchto křivek.

Bylo by značně neefektivní prokládat polynom všemi body. Takto vzniklý polynom by měl řadu nedostatků a byl by značně nepřesný. Proto jsem zvolil možnost proložit polynom pouze mediány RANKu daného výskytu (obr 3C). Medián nese v případě RANKového grafu zároveň informaci o počtu výskytů druhu na lokalitách s danou hodnotou prostředí, a to díky samotné povaze RANKového grafu. Hodnoty preference jsem spočítal rozdílem hodnot derivací náhody a skutečného výskytu pro stejné hodnoty faktoru prostředí, nikoliv RANKy.



Obrázek 3: Metodika randomizačních RANKových grafů

V prostředí **R** jsem nasimuloval výskyt druhu na lokalitách s naměřeným a zaznamenaným pH. Graf **A** ukazuje rozmístění druhu (RANK) proti naměřeným hodnotám daného parametru prostředí (pH) na všech lokalitách v oblasti. Přestože se zdá, že druh silně preferuje neutrální prostředí kolem pH 7, randomizační graf **B** ukazuje, že výskyt může být dán vlivem náhody – že v datech je více lokalit s pH 7 než s jinými hodnotami. V grafu **C** jsem proložil lineárním modelem polynom třetího řádu středními hodnotami skutečného (zelená křivka) a náhodného (červená křivka) výskytu druhu. Oba polynomy jsem následně zderivoval a vynesl pH výskytu druhu proti hodnotám rozdílů derivací (graf **D**) – vzniká derivační křivka. Odečítal jsem hodnoty derivace polynomu náhody pro dané pH výskytu (nikoliv RANKu) od hodnot derivace polynomu skutečného výskytu. Tím je zajištěno, že kladná čísla rozdílů značí preferenci. Škála hodnot derivace je kladná, což indikuje, že všechna pH na kterých byl druh nalezen, jsou preferována. Škála preference je však velmi blízká nule – to znamená, že rozdíl rychlostí poklesu obou křivek není velký. Druh tedy pH svého nálezu indikuje, ovšem mnohem méně, než by napovídal graf **A**.

Randomizací a derivací lze tedy odstranit vliv nerovnoměrného zastoupení jednotlivých hodnot sledovaného parametru prostředí. I tímto způsobem upravený RANKový graf však nenese žádnou informaci o další proměnné, která ovlivňuje preferenci nějaké hodnoty proměnné prostředí – o abundanci. Obyčejné RANKové grafy dávají stejnou váhu všem bodům výskytu. Jinými slovy, lokalita, kde nalezneme jednoho jedince druhu má v RANKovém grafu stejnou váhu, jako lokalita s mnohočetným výskytem.

Informace o abundanci druhu na daných lokalitách může být však důležitým ukazatelem jeho preference. Například druh s výbornou disperzní schopností se může vyskytovat na všech lokalitách, nicméně se bude množit pouze na lokalitách, které preferuje. Obyčejný RANKový graf, i s užitím derivační křivky, nemusí mít tedy silnou výpovědní hodnotu – rozdíl derivačních křivek bude velmi blízký nule.

Do grafu lze vnést abundanci druhů tím, že změním vzdálenost bodů v RANKovém grafu, která je za běžných okolností stejná. Bod s vyšší abundancí druhu bude mít od předešlého bodu větší vodorovnou vzdálenost než bod s nižší abundancí. Tím se změní i pozice středních hodnot (obr. 3C). Abundance druhů na různých lokalitách se dají vážit stejným způsobem, jako ve výpočtech diverzity (kapitola Biodiverzita – informace schovaná v číslech). Tak lze v grafu „zvýrazňovat“ lokality s vyšším výskytem více, než by odpovídalo skutečné abundanci zvoleného druhu. Tento upravený RANKový graf označím jako vážený RANKový graf.

Vážení abundancí druhů v RANKovém grafu je vhodné doplnění k předešlé metodě užití derivační křivky. Vzdálenost bodů je sice horizontálně odlišná, a tím ovlivňuje pozorovanou preferenci druhu, vertikálně se však pozice nemění (obr. 4).

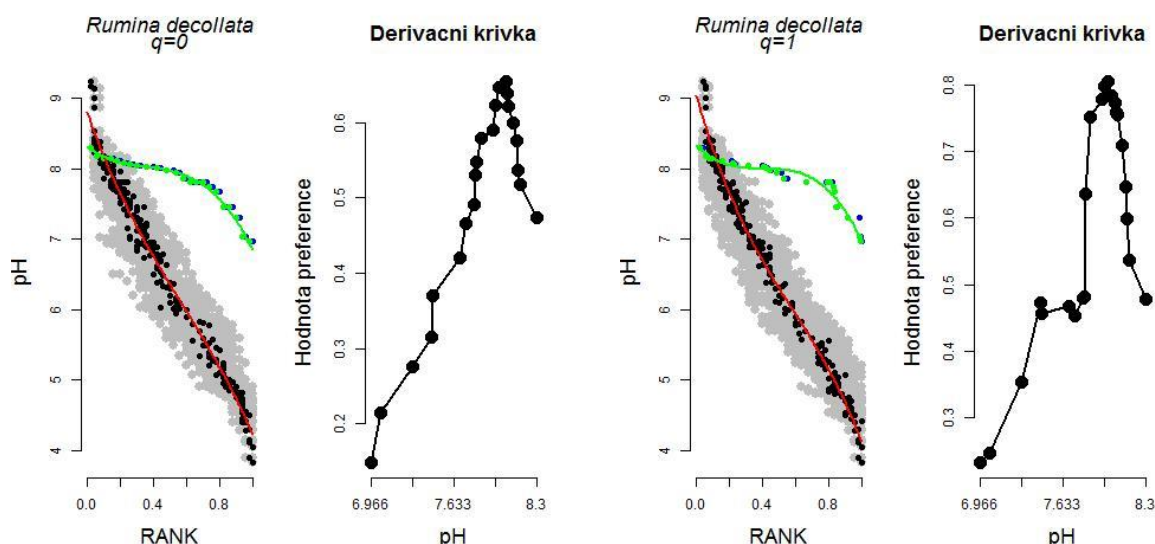
První váha je totožná s řádem diverzity $q = 1$. Body výskytu daného druhu mají právě takovou vzdálenost, která odpovídá proporcionálnímu zastoupení druhu na lokalitě. Proportionálním zastoupením druhu na bodě je myšleno počet jedinců daného druhu na lokalitě ku počtu všech jedinců daného druhu na všech lokalitách v transektu, v zavedeném značení tedy $p_{ij}^* = \frac{N_{ij}}{\sum_i N_i}$, kde i značí i -tý druh a j značí j -tou lokalitu. Jedná se tedy o míru preference, která je spočtena přímo z počtu jedinců daného druhu v celém datasetu, který je odlišný od proporcionálních abundancí užívaných pro výpočet diverzity.

Druhá série vážených RANKových grafů byla spočtena pro řád diverzity 2 ($q = 2$). Zde jsou více preferovány body s vyšším proporcionálním zastoupením jedinců oproti bodům s nižším proporcionálním zastoupením jedinců stejným způsobem, jako pro míru diverzity řádu dvě. To znamená, že bod s vysokým proporcionálním zastoupením druhu je od předešlého bodu vzdálen více, než odpovídá jeho proporcionálnímu zastoupení druhu. Naopak body s nižším proporcionálním zastoupením druhu jsou od předešlého bodu odsazeny méně, než odpovídá jejich proporcionálnímu zastoupení druhu. Takto vážené RANKové grafy tedy předpokládají, že nízké zastoupení druhu na lokalitě je nedůležité a disproportionálně preferují lokality s vyšším proporcionálním zastoupením.

V obou případech vážení jsem šedý oblak náhody vynesl neváženě – v každém kroku randomizace jsem druh rozmístil náhodně do všech lokalit, ovšem se stejnými proporcionální abundancemi. Tímto způsobem jsem odfiltroval vliv více lokalit s danou hodnotou prostředí v datasetu, ale nenarušil jsem vliv vážení abundancí reálného výskytu.

Všechny grafy jsem upravil tak, že škála RANKu je pro všechny řády vážení normována na číslo jedna, čímž je zlepšena čitelnost grafů. Pro vynesení derivační křivky jsem škálu hodnot faktoru prostředí opět normoval na jedničku tak, že maximální nalezenou hodnotu prostředí jsem položil rovnu jedné. Hodnoty derivací obou křivek byly spočteny na takto upraveném měřítku. Toto normování zapříčinilo, že škála hodnot rozdílů derivačních křivek bude také blízké jedné (obr 4).

Normování měřítka derivační křivky mi umožnilo vytvořit tabulku, kde jsem každému druhu měkkyše přiřadil nejpreferovanější hodnotu prostředí. Nejpreferovanější hodnotu prostředí jsem určil tak, že jsem našel hodnotu faktoru prostředí s nejvyšší hodnotou derivační křivky. Pokud v žádném bodě nemá derivační křivka hodnotu vyšší než 0.5, považuji preferenci za nedostatečnou a v tabulce jsem ji neuvedl (tabulka **preference** je k nahlédnutí na příloženém CD).



Obrázek 4: Randomizační rankové grafy s derivační křivkou

Na obrázku jsou dvě dvojice grafů, které znázorňují preferenci druhu *Rumina decollata* k pH . Levý rankový graf je nevážený, neboli pro řád diverzity $q = 0$. Pravý Rankový graf je vážený pro řád diverzity $q = 1$. Šedé body ukazují oblak náhody, přičemž černé body jsou středními hodnotami pro každou naměřenou hodnotu pH . Zelené body jsou střední hodnoty modře vnesených skutečných nálezů druhu. Zelená respektive červená křivka ukazuje proložený polynom, který byl následně zderivován pro konstrukci derivační křivky. Obě derivační křivky ukazují preferenci druhu ke zásidějším pH kolem 8.

3.5 Latitudinální gradient biodiverzity

Abych otestoval existenci vztahu mezi zeměpisnou šířkou a diverzitou druhů, koreloval jsem diverzity různých řádů se severní zeměpisnou šířkou bodu, na kterém jsem diverzitu spočetl. Protože literatura naznačuje, že závislost mezi diverzitou a latitudou není ryze monotónní, ale největší diverzity vykazují společenstva středních latitud (např. Mittelbach *et al.* 2001) zvolil jsem jako vhodný model kvadratickou funkci. V případě, že závislost bude ryze monotónní, vyjde kvadratický člen použitého modelu nesignifikantní. Modely jsem počítal v prostředí **R** pomocí funkce pro zobecněné lineární modely (GLM). Pomocí těchto statistických modelů jsem hledal vztah mezi diverzitou a latitudou. Dohromady jsem spočetl a upravil 48 lineárních modelů pro vysvětlení tohoto trendu, kde byl každý model původně kvadratický.

Tyto modely spadají do čtyř základních skupin, kde vysvětlovanou proměnnou byly vektory malakologické diverzity, botanické diverzity bylinného patra, botanické diverzity keřového patra a botanické diverzity stromového patra na všech bodech transektu. Pro každý bod jsem tedy spočetl gama diverzitu pro řády $q \in \{0, 0.5, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10\}$ pomocí navržené funkce `gammaq(dat, q)`.

Pro všechny modely, kde vysvětlovanou diverzitou byla „species richness“ jsem volil Poissonovo rozdělení chyb s logaritmickou link funkcí. Tato volba rozdělení je vhodná pro data skládající se z celých čísel. V případě modelu, kde vysvětlovanou proměnnou byla botanická diverzita bylinného patra řádu nula, byla třeba korekce na „quasipoissonovo“ rozdělení (R core team 2016, Pekár & Brabec 2009) kvůli silné overdisperzi - reziduální deviance byla 1348.4 na 408 stupňů volnosti. Téměř dvojnásobnou reziduální devianci k počtu stupňů volnosti měl také model s malakologickou diverzitou (757.83 na 407 stupňů volnosti).

Pro ostatní řády jsem pro malakologickou i botanickou diverzitu volil Gama rozdělení chyb, opět s logaritmickou link funkcí namísto defaultní „inverse“ funkce. Gama rozdělení se zdá vhodnou volbou, protože diverzita řádů různých od nuly nemůže být nikdy záporná – je tedy zleva ohraničená a lze ji spočítat „s nekonečnou přesností“ – je spojitá.

Botanická diverzita různých pater nabývala na některých bodech nulových hodnot. Tyto body jsem z analýzy vyřadil, protože nulovým hodnotám by v případě vysvětlované proměnné byla přiřazena nulová pravděpodobnost (Pekár & Brabec 2009). I přes původní volbu logaritmické link funkce jsem analýzu neprůkazných nebo zamítnutých modelů zopakoval s link funkcemi „inverse“ a „identity“. Ke každému průkaznému modelu jsem vynesl i čtyři doporučené diagnostické grafy – závislost reziduí na predikovaných hodnotách, q-q graf reziduí, tzv. „scale-location plot“ a graf Cookových distancí modelu. Ve správném modelu by rezidua neměla vykazovat žádnou závislost na predikovaných hodnotách, rezidua by měla mít normální rozdělení (body v q-q grafu by měly ležet přibližně na načrtnuté přímce), rozptyl reziduí by měl být v zásadě homogenní (v třetím grafu by neměla být patrná žádná závislost) a žádné měření by nemělo být „příliš

významné“ (Cookovy distance by pro žádnou hodnotu neměly být vyšší než jedna) (Pekár & Brabec 2009). Grafy jsou součástí přiloženého CD.

3.6 Vztah mezi produktivitou a diverzitou

V této diplomové práci se snažím zodpovědět otázku, zda existuje taxonomicky invariantní vztah mezi produktivitou a diverzitou. Existence vztahu mezi produktivitou a diverzitou implikuje rostoucí závislost mezi diverzitami dvou různých taxonů. Proto jsem proložil zobecněný lineární model (GLM) mezi diverzitou malakologických společenstev a diverzitou rostlinných společenstev na transektu. Prokládal jsem zobecněné lineární modely mezi malakologickou diverzitou a diverzitou rostlin pro stejné řády a zvláště pro patro bylinné, keřové i stromové. Každý navržený model byl původně navrhnutý jako kvadratický. Diverzitu jsem spočítal použitím navržené funkce `gammaq(dat, q)` a to pro stejné řády jako v případě vyšetřování latitudiálního gradientu diverzity. K vypočtení veškeré statistiky jsem opět použil prostředí **R**.

Vysvětlovanou proměnnou byla u všech modelů malakologická diverzita. V případech $q \neq 0$ jsem stejně jako u vyšetřování latitudiálního trendu volil Gama rozdělení s logaritmickou link funkcí. Toto rozdělení jsem zvolil na základě podobnosti histogramů malakologických diverzit pro různé řády a distribuční funkce Gama rozdělení. Malakologickou diverzitu pro nenulové řády lze měřit „s nekonečnou přesností“ (tj. nejde pouze o celá čísla, ale díky metodě výpočtu může jít o jakákoliv reálná čísla) a její rozdělení má kladnou šikmost (pravý ocas je těžší).

Pro nulové řády jsem volil Poissonovo rozdělení chyb opět s logaritmickou link funkcí. Link funkce byla vždy „bezpečnou“ volbou, protože diverzita plžů nebyla v žádném bodě nulová. Protože všechny modely diverzity řádu nula vykazovaly silnou overdisperzi, přešel jsem na quasipoissonovo rozdělení (R core team 2016).

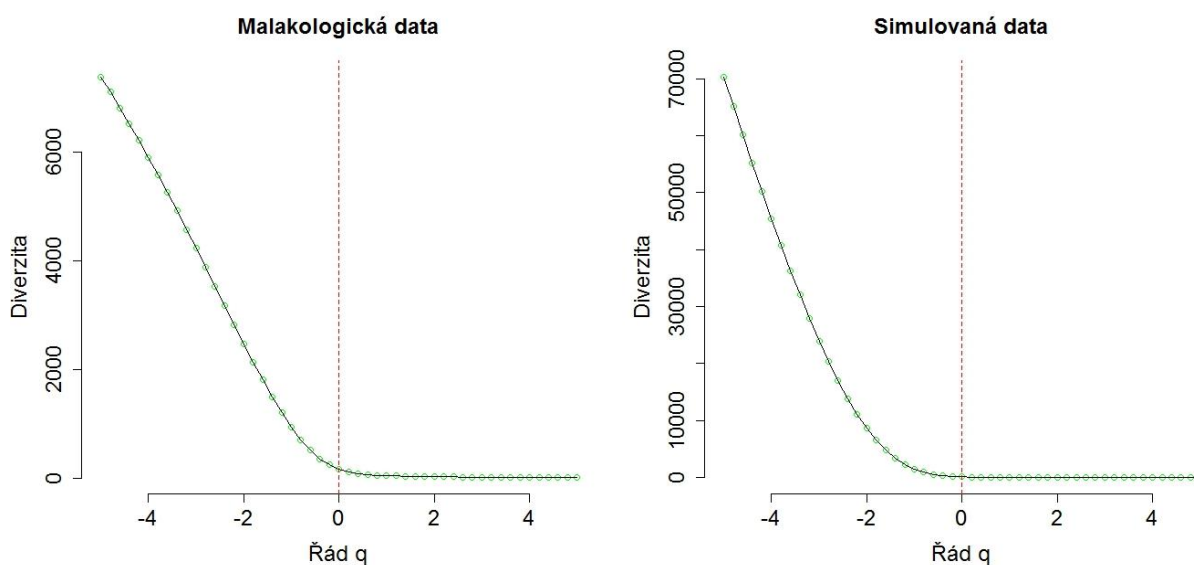
Na některých bodech byla zjištěna nulová botanická diverzita keřového nebo stromového patra. Tyto body jsem z analýzy vyřadil.

4 Výsledky

4.1 Řády diverzity a „zdvojovací vlastnost“

Jost (2006, 2007) se domnívá, že řád diverzity má smyslu pro $q = 0$, pro $q \rightarrow 1$ a větší. Pro $q \in (0,1)$ podle něj řád nesmyslně favorizuje vzácné druhy a nemá tedy biologický význam. V biologii by však mohlo být užitečné využívat právě těchto řádů. Jak se řád pohybuje od jedné k nule, znamená to, že výpočet více a více zanedbává hojně druhy na úkor těch vzácných. Řády diverzity menší než nula Jost (2006, 2007) vyřazuje ze svých analýz.

Hill (1973) se dokonce domnívá, že řád $q \rightarrow -\infty$ je diverzitou nejvzácnějšího druhu. Vystává tedy otázka, nemá-li využití záporných řádů diverzity nějaké účelné biologické využití. Je však snadné se přesvědčit, jak se diverzita chová pro záporné řády (obr. 5).



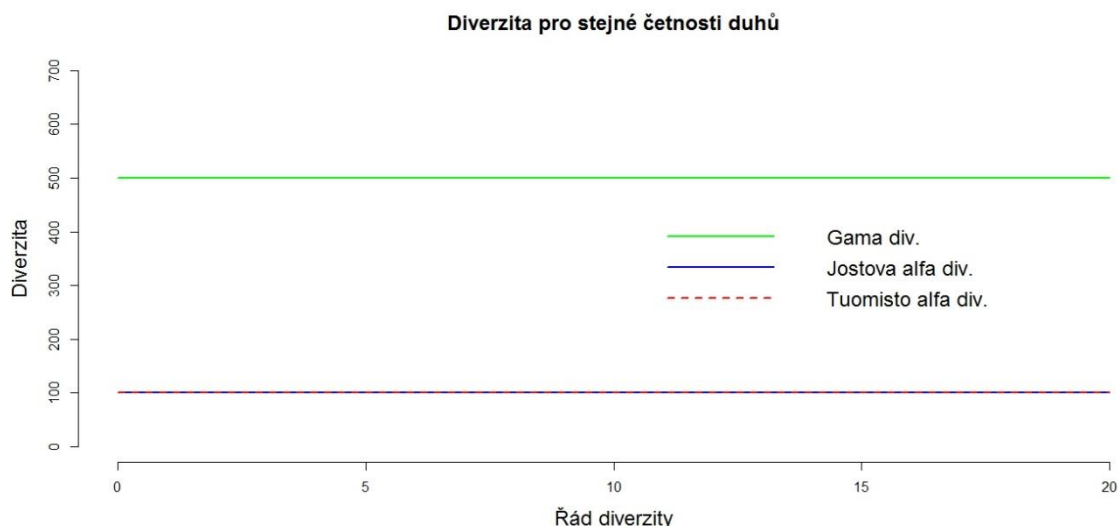
Obrázek 5: Grafy gama diverzity pro různé řády.

Levý obrázek ukazuje hodnoty druhové diverzity z malakologických dat, pravý obrázek ze 102 náhodných četností vygenerovaných z lognormálního rozdělení.

Z obr. 5 je patrné, že se pro oba vektory četností druhů a pro $q < 0$ gama diverzita nekontrolovatelně roste se zmenšujícím se řádem, vysoko nad maximální intuitivní

hodnotu gama diverzity pro 102 druhů, tj. 102. Vztah **(1.5)** je totiž pro q a pro data s nestejnými četnostmi monotónně klesající funkce. Jinými slovy ze vztahu **(1.5)** přímo vyplývá, že pro všechna data (která splňují podmínku specifikovanou v následujícím odstavci) bude vždy platit, že pro všechna $q_1 > q_2$, kde q_i jsou řady diverzity, bude ${}^{q_1}D(\gamma) < {}^{q_2}D(\gamma)$. Z matematické podstaty je tedy zřejmé, že pro každý řád menší než nula bude diverzita vždy vyšší než počet druhů ve společenstvu. Záporné řady diverzity tedy nijak nepřispějí ke kvantifikování biodiverzity. Tato vlastnost již byla popsána (Tuomisto 2010), nikde však nebyla demonstrována, proto ji přikládám k výsledkům této diplomové práce.

Nutná podmínka, aby byla diverzita se zvyšujícím se řádem monotónně klesající, je aby zkoumané společenstvo mělo jiné než ideálně rovnoměrné rozdělení abundancí. Podmínka tedy stanoví, že se ve společenstvu musí vyskytovat alespoň jedna dvojice druhů o různých abundancích. Tato podmínka logicky plyne přímo z již zmíněné vlastnosti na abundanci závislé gama diverzity, a to konkrétně ze „zdvojovací vlastnosti“ (Jost 2006, 2007) (viz kapitola 2.1.2). Jost sám si je této vlastnosti vědom (Jost 2006, 2008), nicméně ve své práci nehodnotil diverzitu pro řady menší než nula, a v jeho práci chyběl formální důkaz této vlastnosti. V této práci předkládám formální důkaz (**důkaz I a II**), že pro *jakýkoliv* řád q (nebo jeho limity) platí, že hodnota gama ani alfa diverzity nezávisí na jejím řádu, budou-li všechny proporcionální abundance stejné. Tudíž, je-li ve společenstvu pět set druhů o stejných frekvencích, bude mít průběh vztahu **(1.5)** tvar konstantní funkce (obr. 6), která v každém bodě nabývá hodnoty 500, což je stejná hodnota jako má ${}^0D(\gamma)$, tedy „species richness“ pro jakékoliv společenstvo o 500 libovolně četných taxonech. To je velmi důležité, protože je vidět, kolik informace o společenstvu nesou právě proporcionální abundance druhů, neboli evennes.

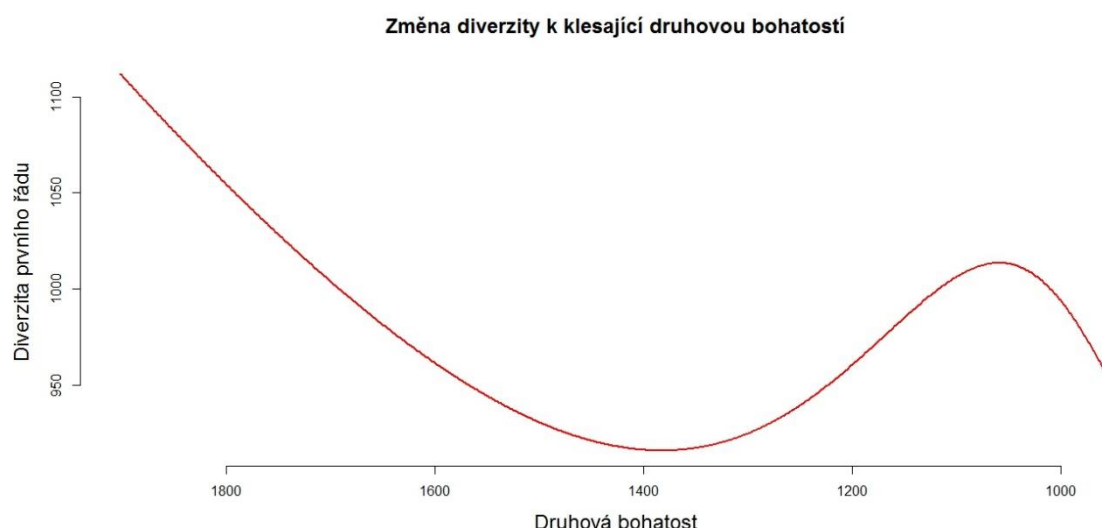


Obrázek 6: Diverzita pro hypotetické společenstvo se stejnými frekvencemi výskytu.

Graf znázorňuje velmi důležitou vlastnost gamma a alfa složky diverzity. Je odtud patrné, že gama ani alfa diverzita se nezmění s měnícím se řádem, mají-li všechny druhy stejnou abundanci. V grafu je spočtena diverzita pro simulované společenstvo o pěti stech druhích, kde každý druh má stejnou abundanci. V tomto společenstvu je pět alfa lokalit a v každé z nich žije sto různých druhů. Tato vlastnost je již dobře popsána v literatuře.

Ekologická představa o společenstvu, založená na počtu druhů v oblasti gama diverzity, nemusí být informativní z hlediska biodiverzity společenstva jiných řádů. Je snadné ukázat, že existují řády diverzity, pro které se diverzita společenstva bude zvyšovat zatímco „species richness“ společenstva se bude snižovat. Například studie, které zkoumají pokles „diverzity“ s globální klimatickou změnou často užívají jako bernou minci pouhou species richness (Menéndez *et al.* 2006). Úvaha, že se s poklesem počtu druhů ve „species poolu“ (species pool je souhrn všech druhů v regionu) jde ruku v ruce i pokles gama diverzity může být založena na předpokladu, že druhy ustupují nějakému, v tomto případě klimatickému tlaku víceméně souvisle. To znamená, že se snižuje počet jedinců všech druhů zároveň, a tedy mizí druhy od těch nejvzácnějších po nejhojnější. Tento předpoklad může být ovšem mylný. Řekněme, že v oblasti gama diverzity jsou dva dominantní druhy-specialisté s velmi úzkou teplotní hranicí přežití, a mnoho méně početných druhů, generalistů, zvyklých tolerovat i extrémní teploty. Dále řekněme, že teplota náhle prudce vzroste, což vede k extinkci dvou hojných druhů, zatímco abundance vzácných druhů zůstane neměnná. Po promítnutí změny species richness na osu

zvyšování teploty je patrný pokles o dva druhy, neboť dominantní druhy ustoupí na chladnější území. Diverzita prvního řádu se naopak zvýší, neboť se vyrovná poměr druhů v oblasti gama diverzity. Tyto dva různé řády diverzity tudíž mohou vykazovat protichůdné tendence (obr 7.)



Obrázek 7: Změna diverzity s poklesem druhové bohatosti.

Graf je znázorněním simulovaného druhového společenstva, kde se na počátku nachází 1902 druhů, z nichž má 951 stejnou frekvenci a 951 lze seřadit od nejhojnějšího po nejchudší, kde nejchudší má stejně jedinců, jako druhy se stejnou abundancí. V každém kroku je odstraněn nejhojnější druh, a spočtena diverzita. Přestože druhová bohatost klesá, poměr druhů se časem lépe vyrovnává a diverzita proto roste. Následně je poměr opět narušen a diverzita klesá. Horizontální osa je seřazena v obráceném pořadí.

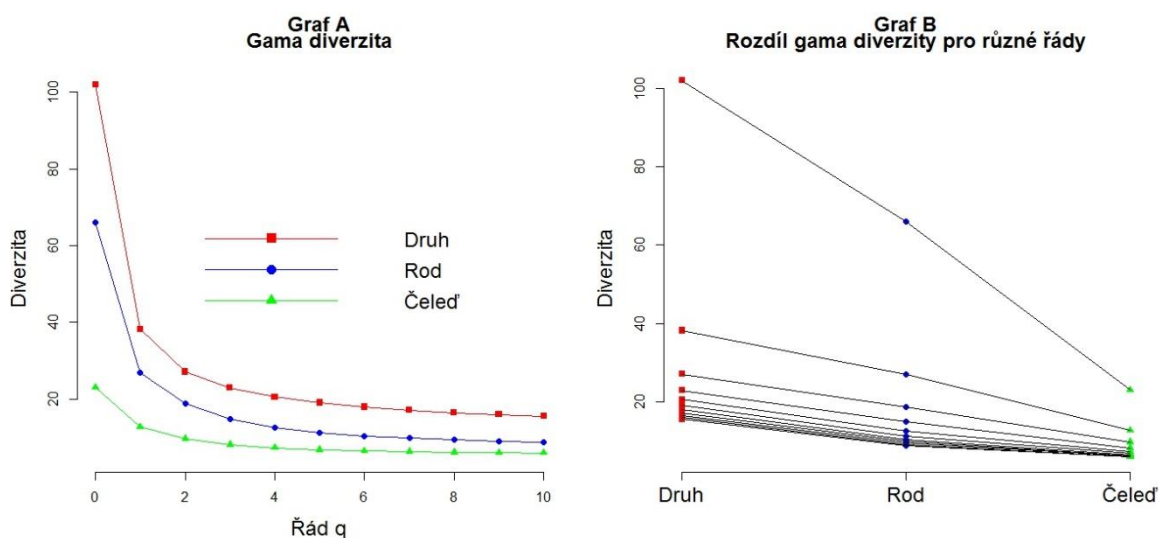
4.2 Taxonomická invariance gama diverzity

Taxonomická invariance je podle mých znalostí zcela nový přístup k mírám biodiverzity vážených řádem q . Vycházím z předpokladu, že biodiverzita vyšších taxonů musí být vždy menší, nebo rovna diverzitě taxonů nižších a to pro všechny řády.

Formálně jsem ukázal, že gama diverzita bude pro nižší taxony vyšší než pro vyšší taxony a to pro jakýkoliv řád **[důkaz 3]**. Důkaz jsem vedl jen pro nejmenší možnou změnu v rozložení abundancí, tedy za předpokladu, že se jen jediný taxon při přechodu na nižší úroveň rozdělil do dvou subtaxonů. Ze vztahu **(1.5)** je totiž zřejmé, že změna bude mít kumulativní účinek, tedy že s rozdělováním více taxonů do více subtaxonů se bude rozdíl

diverzit zvyšovat. Tento postup je naprosto korektní, díky tomu, že základem vztahů pro výpočet diverzity je sčítání. Ukázal jsem tedy, že při přechodu na nižší taxonomickou úroveň se gama diverzita zvýší pro kterýkoliv řád, což implikuje, že se gama diverzita sníží při přechodu na vyšší taxonomickou úroveň. To jinými slovy například znamená, že ve společenstvu, kde máme N_0 rodů a N_q rodovou diverzitu řádu q , bude $(N + K)_0$ druhů a druhová diverzita řádu q bude $(N + \varepsilon)_q$. Míra biodiverzity založená na Hillových číslech (Hill 1973) splňuje slabý princip taxonomické invariance (Storch & Šizling 2008).

To, že je gama diverzita taxonomicky invariantní, odpovídá intuitivnímu biologickému očekávání, neboť gama diverzita na úrovni například čeledí by neměla přirozeně nikdy přesáhnout gama diverzitu téhož společenstva na úrovni druhů. Pro znázornění jsem využil malakologická data pro čeledi, rody a druhy (obr 8.), přesné hodnoty jsou uvedené v tab. 1. Diverzitu jedinců, kterou můžeme snadno získat, jsem do analýzy neuvedl. Je totiž zřejmé, že pro unitární organismy by měl každý organismus jednotkovou abundanci, a tudíž by diverzita jedinců byla rovna počtu jedinců ve společenstvu pro všechny řády [důkaz 1,2] (obr 6).



Obrázek 8: Gama diverzita různých taxonů

Graf A znázorňuje průběh funkce diverzity malakologických dat pro různé řády a taxonomické úrovně. **Graf B** ukazuje hodnoty diverzity pro různé řády a taxony seřazené pod sebou od nejvyššího řádu po nejnižší.

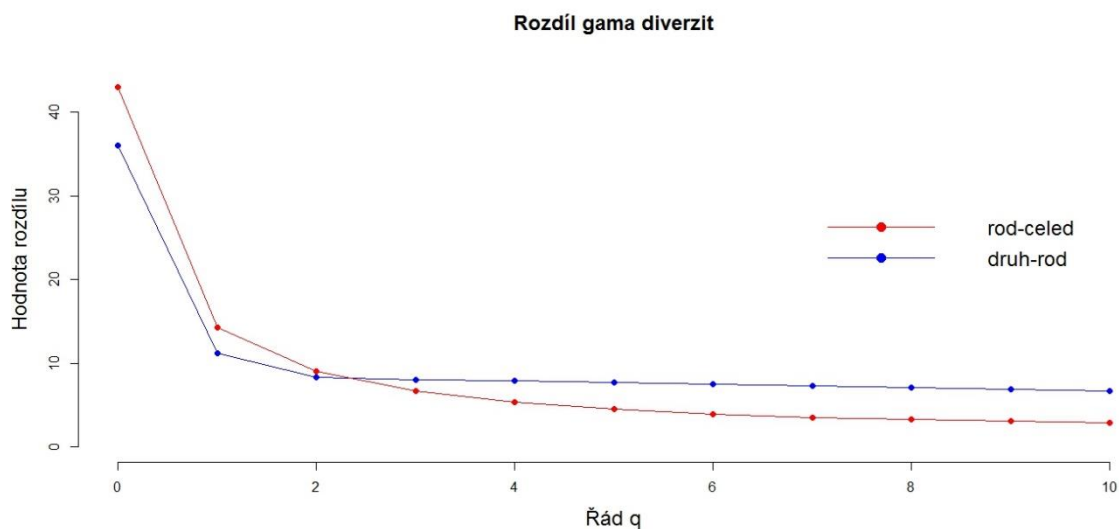
Tabulka 1.

V tabulce jsou uvedeny hodnoty alfa a gama diverzit malakologických dat různých řádů a taxonomických úrovní.

Řád	Gama div.			Jostova alfa div.			Tuomisto alfa div.		
	Čeleď	Rod	Druh	Čeleď	Rod	Druh	Čeleď	Rod	Druh
0	23	66	102	13	19	20	13	19	20
1	12.7	26.97	38.21	4.23	5.33	5.6	3.01	3.54	3.69
2	9.72	18.77	27.12	3.55	4.44	4.55	2.26	2.51	2.57
3	8.17	14.88	22.91	3	3.9	3.93	1.89	2.02	2.05
4	7.32	12.66	20.58	2.64	3.55	3.56	1.68	1.75	1.77
5	6.82	11.31	19.06	2.42	3.31	3.31	1.54	1.59	1.6
6	6.51	10.44	17.97	2.28	3.14	3.14	1.45	1.48	1.48
7	6.31	9.85	17.14	2.19	3.02	3.02	1.38	1.41	1.41
8	6.16	9.43	16.5	2.14	2.94	2.94	1.33	1.35	1.35
9	6.06	9.12	15.98	2.09	2.88	2.88	1.29	1.31	1.31
10	5.97	8.88	15.56	2.06	2.83	2.83	1.26	1.27	1.27

Ze znalosti závislosti mezi diverzitou a jejím řádem se nabízí otázka, jak se bude měnit rozdíl mezi diverzitami různých taxonů s měnícím se řádem. Víme, že gama diverzita má s rostoucím řádem klesající průběh. Pokud by se ukázalo, že rozdíl změny gama složky diverzity mezi dvěma taxonomickými úrovněmi je vždy klesající pro rostoucí řád diverzity, věděli bychom, že změna diverzity bude nejsnazší vysledovat u nízkých řádů diverzity, tedy řádů 0 a 1.

Nepodařilo se mi najít žádný matematický vztah, který by dokazoval klesající trend závislosti mezi gama diverzitami pro dvě různé taxonomické úrovně stejného společenstva (obr. 9). Přesto však v malakologických datech je křivka znázorňující hodnotu rozdílu gama diverzity mezi dvěma taxonomickými úrovněmi vždy klesající. To indikuje, že s klesajícím řádem jsou si diverzity různých taxonomických úrovní podobnější. Je také zřejmé, že hodnota diverzity se bude vždy měnit nejintenzivněji u prvních řádů (obr. 8B). To je patrně jeden z důvodů proč Chao *et al.* (2012) doporučují využívat k určování diverzity řády q mezi 0 a 3.



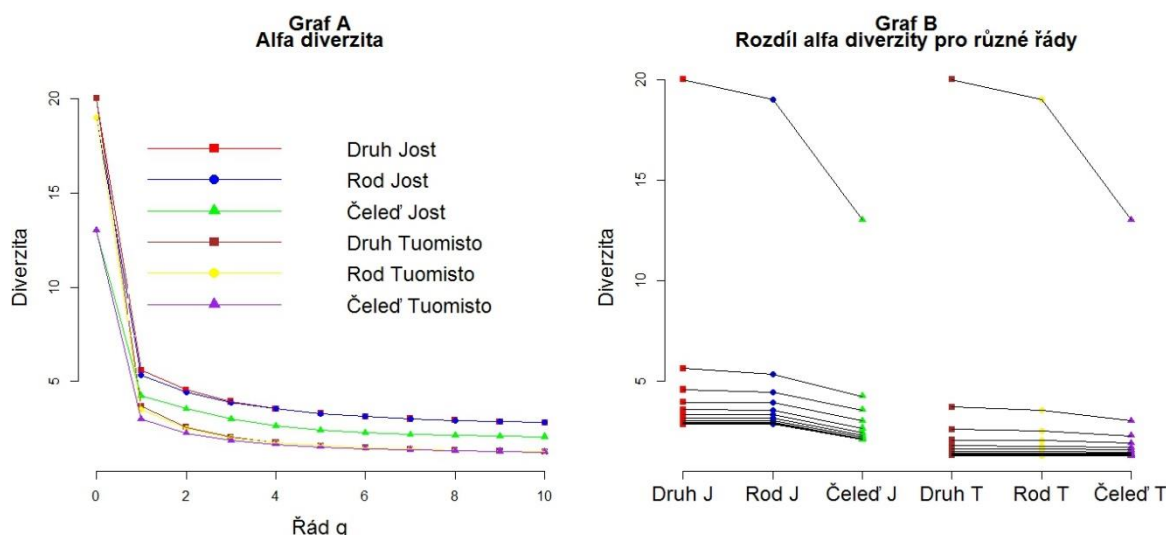
Obrázek 9: Graf rozdílu diverzity

Graf znázorňuje průběh křivek vzniklých odečtením hodnot diverzity z malakologických dat různých taxonomických úrovní pro různé řády. Obě křivky jsou sice striktně klesající, protože však chybí korektní matematický důkaz, nemůžeme tvrdit, že se tyto křivky budou chovat vždy stejně. Graf vyjadřuje, že rozdíl mezi diverzitami naměřených na malakologických datech se stírá s klesajícím řádem.

4.3 Taxonomická invariance alfa diverzity

Ukázal jsem, že všechny relevantní míry alfa diverzity, stejně jako gama diverzita, budou pro subtaxony (např. druhy) vždy vyšší než pro vyšší taxony (např. rody) pro všechny řády diverzity [**důkaz 4**]. Tento závěr není překvapující v žádném směru, neboť alfa diverzita je jen průměr gama diverzit dílčích území (Tuomisto 2010). Z tohoto hlediska je očekávatelný výsledek, že alfa diverzita, stejně jako gama diverzita splňuje slabý princip taxonomické invariance (obr. 10).

Pro výpočet jsem vyšel ze stejného předpokladu jako pro gama diverzitu, tedy že změna v taxonomickém složení je kumulativní. Stačí tedy pouze ukázat, že se alfa diverzita zvýší pro nejmenší možnou změnu v taxonomickém složení a zvýšení alfa diverzity pro kumulovanou změnu v taxonomickém složení je pak přímým důsledkem kumulace této dokázané změny.



Obrázek 10: Grafy alfa diverzity

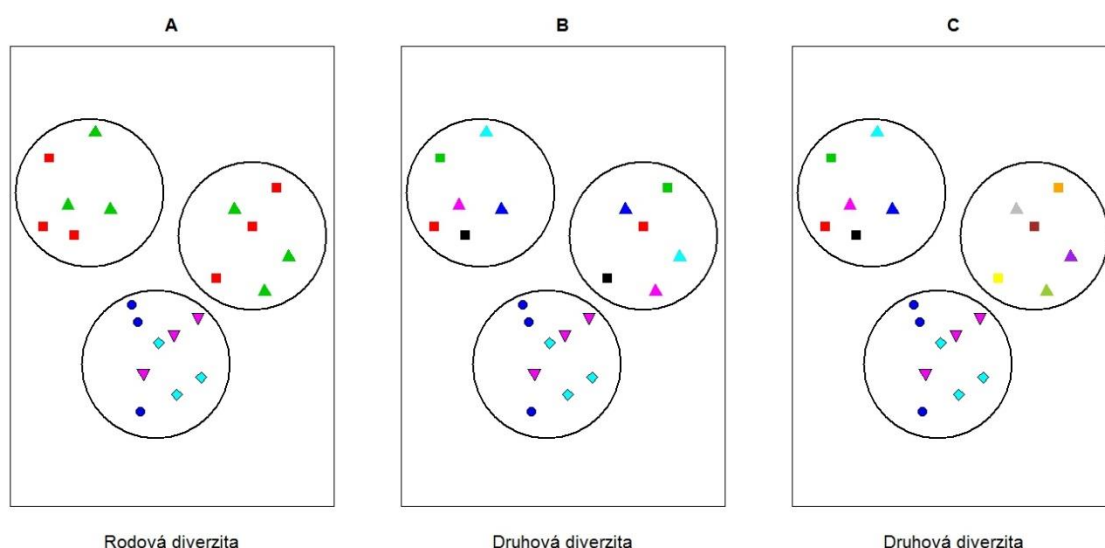
Graf A znázorňuje průběh funkce alfa diverzity malakologických dat pro různé řády a taxonomické úrovně. **Graf B** ukazuje hodnoty alfa diverzity pro různé řády a taxony seřazené pod sebou od nejvyššího řádu po nejnižší.

4.4 Jostova beta diverzita nultého řádu

Z mých výpočtů vyplývá, že Jostova beta diverzita nultého řádu není matematicky nucena k růstu/poklesu při změně taxonomické úrovně [**důkaz 5**]. Jostova beta diverzita nultého řádu se pohybuje v rozmezí od jedné do celkového počtu alfa lokalit, které si vymezíme v oblasti gama diverzity. Je tomu tak proto, že alfa diverzita nikdy nemůže být vyšší než gama diverzita, a při rovnosti těchto složek diverzity je logicky beta diverzita rovna jedné. Pokud je beta diverzita rovna jedné, znamená to, že ve všech alfa lokalitách se vyskytují stejné taxony. Naopak nejvyšší je Jostova beta diverzita nultého řádu tehdy, když žádné dvě alfa lokality nesdílejí ani jeden společný taxon. Již odtud je zřejmé, že beta diverzita se nemusí při změně taxonomické úrovně vůbec změnit. Stačí například, když všechny alfa lokality obsahují stejné rody a zároveň stejné druhy. To znamená, že beta diverzita bude rovna své minimální hodnotě, tedy jedné, na rodové i druhové úrovni.

Ukázat možnost růstu i poklesu Jostovy beta diverzity nultého řádu při přechodu na nižší taxonomickou úroveň jde nejsnáze na jednoduchém příkladu (obr. 11). Nechtě se v oblasti gama diverzity nachází pět rodů, rozdělených do tří alfa lokalit tak, že ve

dvou alfa lokalitách jsou právě dva rody po třech jedincích a v jedné alfa lokalitě jsou tři druhy po třech jedincích. Rodová Jostova beta diverzita nultého řádu je tedy 2,14 (obr. 11A). Nyní demonstruji snížení beta diverzity při přechodu na druhovou úroveň. Stačí předpokládat, že při přechodu na druhovou taxonomickou úroveň budou ve třetí lokalitě všechny rody obsahovat právě jeden druh (diverzita třetí lokality zůstane stejná) a v prvních dvou lokalitách budou oba rody obsahovat tři druhy (co jedinec to jiný druh) tak, že v každé lokalitě se budou vyskytovat stejné druhy (obr. 11B). Tím se díky zvýšení počtu shodných taxonů beta diverzita sníží na 1,8. Naopak, nastane-li případ, že všechny tři alfa lokality budou obsahovat navzájem různé druhy (obr. 11C) tak se beta diverzita zvýší na své maximum, tedy na číslo 3.



Obrázek 11: Beta diverzita

Na každém obrázku jsou tři lokality, značené kruhy. Kombinace symbolů a barev odlišují: (A) barvy a tvary odlišují rody; (B) tvary odlišují rody a barvy druhy (C) stejně jako v B, tvary odlišují rody a barvy druhy; narozdíl od B jde však o jiné (alternativní) rozdělení druhů do rodů. Na obrázku A je imaginární společenstvo na úrovni rodů. Na obrázcích B a C jsou různé možné scénáře, kdy se beta diverzita při přechodu z diverzity rodů na diverzitu druhů sníží na obrázku B, nebo zvýší na obrázku C (viz. text).

4.5 Druhy jako indikátor prostředí

V prostředí **R** jsem aplikoval metodiku vážených i obyčejných RANKových grafů, kterou jsem popsal v metodické části, na malakologická data z transektu. V této analýze bylo hlavním cílem ukázat preferenci různých druhů k různým parametrům prostředí.

Použitá data obsahují více než dvacet naměřených parametrů prostředí, včetně rosného bodu, *pH*, obsahu vápníku v půdě a jiných. Pro analýzu jsem využil všechny druhy suchozemských měkkýšů, které se vyskytovaly na více než deseti lokalitách se sledovanou hodnotou prostředí, kterých bylo celkem 64. V **R** jsem vynesl série grafů pro devět parametrů prostředí zvlášť.

Pro každý parametr prostředí a druh jsem vynesl nevážené RANKové grafy a dvě série vážených RANKových grafů, jmenovitě pro váhy $q = 1$ a $q = 2$. Ke každému grafu je přiložen i graf s derivační křivkou.

Pro posouzení, zdali nově navržená metoda správně vyhodnocuje preference druhů měkkýšů k faktorům prostředí, jsem požádal doc. Lucii Juříčkovou, aby mi pomohla vyhodnotit tabulku nejpreferovanějších hodnot prostředí (tabulka **preference** na příloženém CD). Jako faktor prostředí, jehož preferenci lze nejlépe zhodnotit byly vybrány průměrný roční úhrn srážek a průměrná roční teplota. Pro posouzení, jak abundance ovlivňují navrženou metodu, byly vyhodnoceny zvlášť tabulky preferencí pro všechny tři spočítané řády. Doc. Lucie Juříčková následně barevně vyznačila, které hodnoty srážek a teplot jsou pro daný druh příliš vysoké (červená barva) nebo příliš nízké (modrá barva), aby mohly být nejvíce preferovány. Takto nalezené odchylky jsem následně s doc. Juříčkovou prokonzultoval, a rozebral jsem jejich možné příčiny. V tab. 2 jsem vyznačil, pro kolik druhů byla (pro daný faktor prostředí a řád) nalezena nejpreferovanější hodnota prostředí (Celkem), a kolik z těchto preferencí bylo vyhodnoceno jako vysoce nepravděpodobných (Nevyhovující).

Tabulka 2.

Počty vyhodnocených preferencí prostředí pro suchozemské měkkýše (řádek Celkem) a z toho nevyhovujících (zamítnuto Doc. Juříčkovou) preferencí (řádek Nevyhovující) pro různé řády (q)

Řád	Průměrné srážky			Průměrná teplota		
	q = 0	q = 1	q = 2	q = 0	q = 1	q = 2
Celkem	63	64	64	64	64	64
Nevyhovující	2	5	10	25	22	30

4.6 Latitudinální gradient biodiverzity

V prostředí **R** jsem za použití Google maps a balíčku `ggmap` vynesl mapy Evropy, kde jsem znázornil body na transektu a barevně vyznačil hodnoty diverzity (obr. 12 a příložené CD). Dále jsem přiložil zobecněné lineární modely mezi latitudou a diverzitou různých druhů. Průkaznost i tvar závislosti mezi diverzitou a latitudou se lišily pro různé vysvětlované proměnné i pro různé řády. V případě malakologické diverzity byly všechny modely vysoce průkazné i pro kvadratický člen (p-hodnoty k nahlédnutí v tab. 3). Každý model jsem vynesl v prostředí **R** (obr. 13,14 a příložené CD) i s křivkou popisující vypočtenou závislost. Nejvyšší malakologická diverzita pro všechny řády byla nalezena zhruba padesátého stupně zeměpisné šířky.

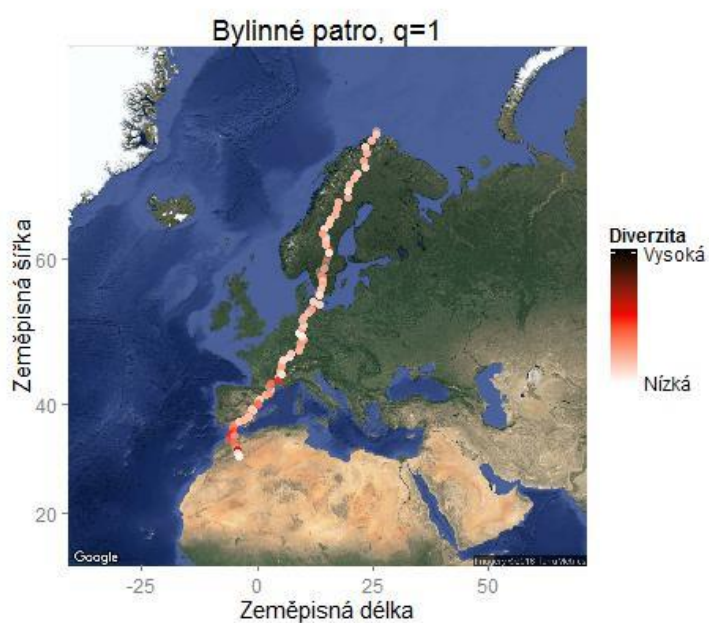
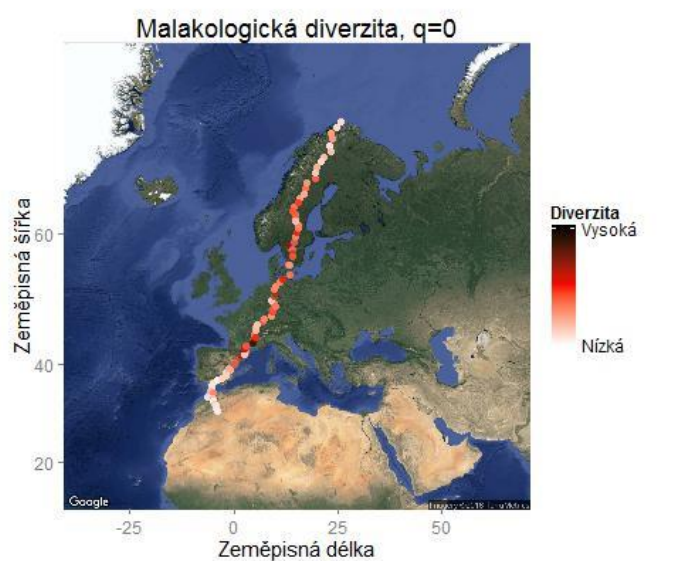
Modely botanické diverzity bylinného patra byly průkazné pro kvadratický člen (tab. 4), ne však pro lineární člen. I tak ovšem nelze model dále zjednodušit, protože kvadratický člen je nadřazen lineárnímu (Pekár & Brabec 2009). Na rozdíl od malakologické unimodální závislosti mezi diverzitou a latitudou je botanická diverzita striktně klesající s rostoucí zeměpisnou šířkou – diverzita bylinného patra na transektu roste směrem k rovníku pro všechny řády. Stejně jako pro malakologickou diverzitu jsem závislost vynesl v prostředí **R** (obr 13, 14 a příložené CD).

Žádný z modelů keřového patra nebyl průkazný na hladině 0.05, naopak modely stromového patra byly všechny vysoce průkazné i pro kvadratický člen. Všechny modely stromového patra jsem však musel zamítnout na základě diagnostických grafů – standartizované deviance reziduí vykazovaly rostoucí trend s predikovanými hodnotami („scale – location plot“). Z q-q grafů navíc plyne, že rezidua nemají normální rozdělení.

Tabulka 3

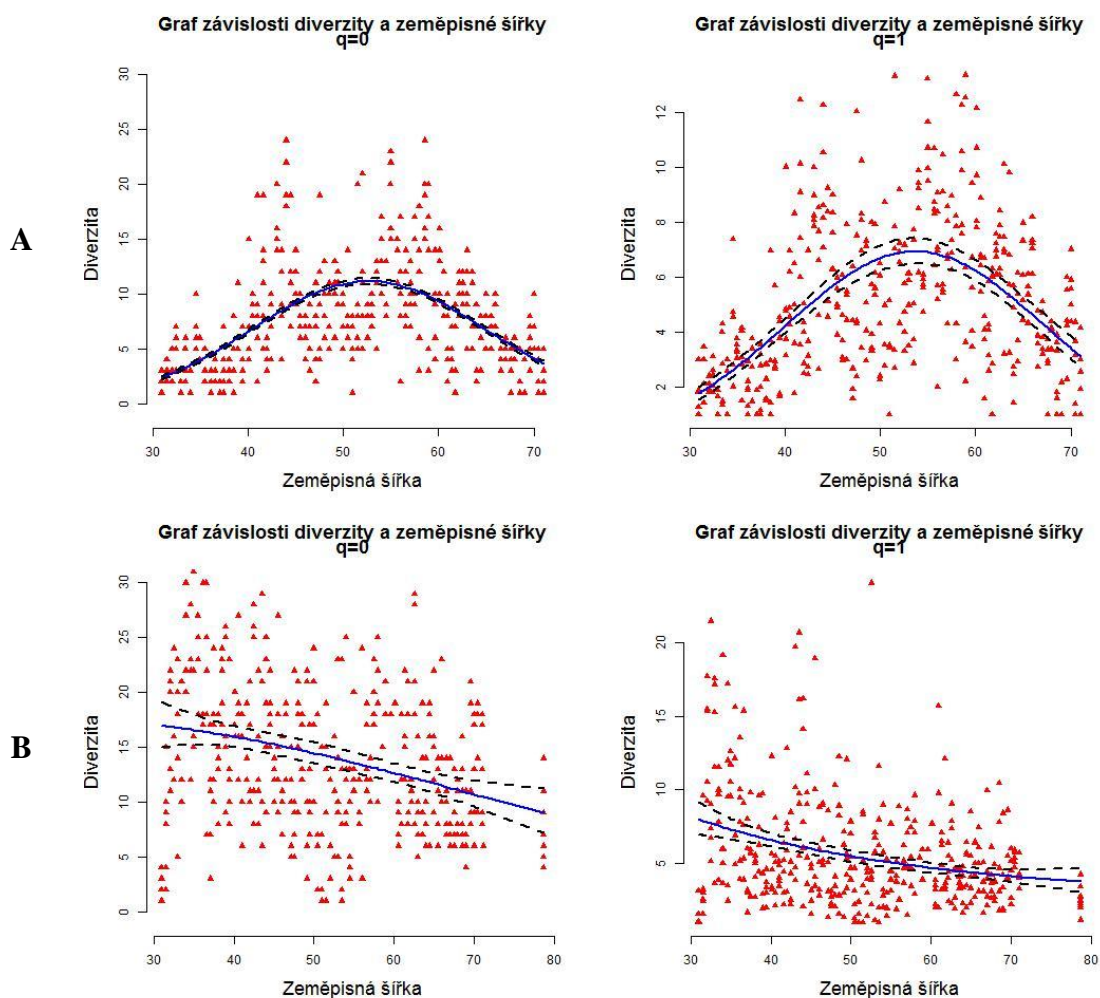
V tabulce je pro každou vysvětlovanou diverzitu (a její řád) uvedeno použité rozdělení chyb a výsledné signifikance modelů.

Řád	Rozdělení	p-hodnoty			
		Plži	Bylinné patro	Keřové patro	Stromové patro
0	Poisson/Quasipoisson	0.006	< 0.001	0.46	0.002
0.5	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.89	< 0.001
1	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.68	< 0.001
2	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.64	0.003
3	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.65	0.01
4	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.67	0.02
5	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.69	0.03
6	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.7	0.035
7	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.72	0.04
8	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.73	0.045
9	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.74	0.05
10	Gamma	< 0.001	< 0.001	0.75	0.05



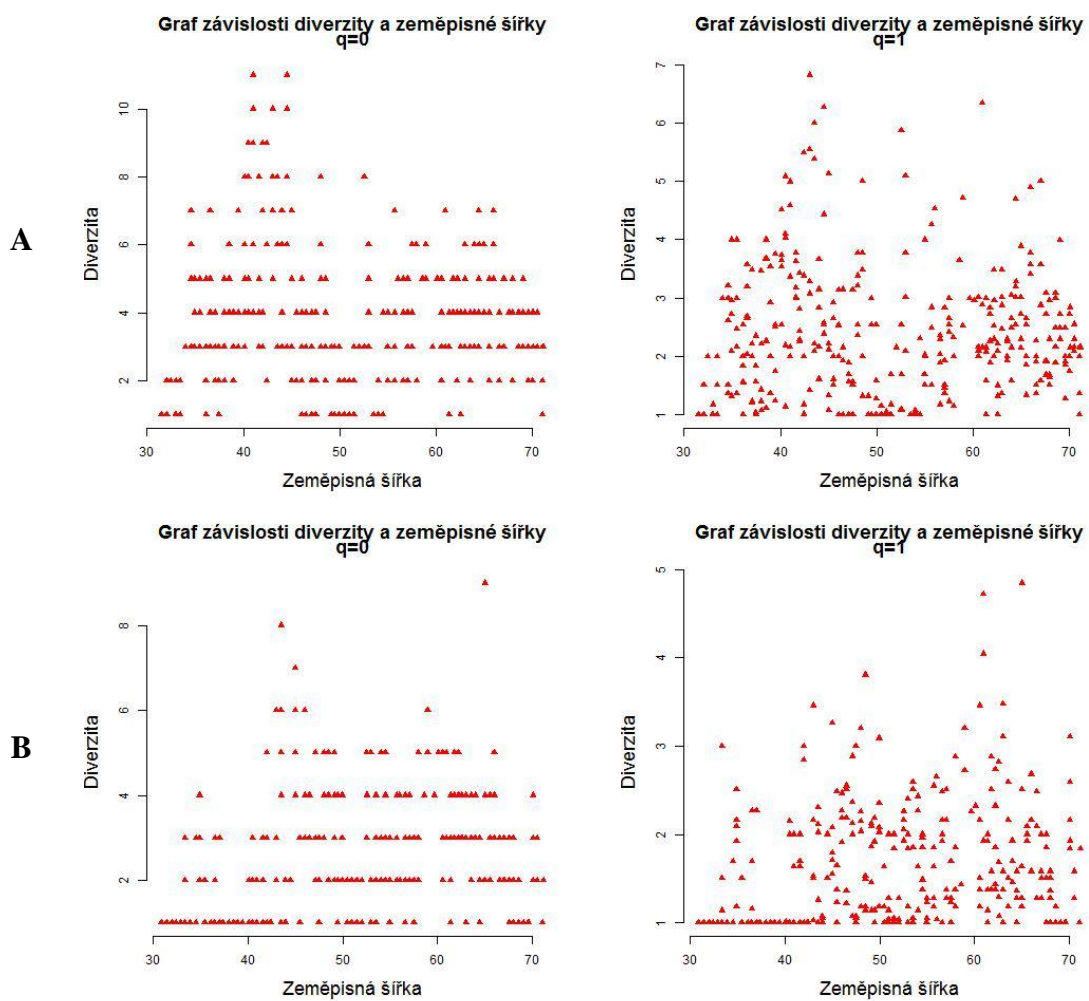
Obrázek 12: Mapy transektu

Na obrázku jsou dvě mapy transektu. Z mapy je vyřazeno deset bodů mimo pevninskou Evropu. Na první mapě je bodově vynesena malakologická diverzita pro $q = 1$ a na druhém je vynesena bylinná diverzita prvního řádu. V obou případech jsou barevné body vyneseny tak, že červenou barvu má střední hodnota diverzity daného řádu a patra. Je vidět, že bylinná diverzita má pro řád jedna většinou mnohem nižší diverzitu, než je její průměr. Grafy dalších řádů a diverzit jsou na CD.



Obrázek 13: Grafy latituda-diverzita

Na obrázku jsou čtyři grafy vyjadřující vztah diverzita-latituda. Po sloupcích jsou vyneseny dvě dvojice grafů pro řády nula a jedna. Řádek **A** ukazuje malakologickou diverzitu, řádek **B** ukazuje diverzitu bylinného patra. Do grafů je vyneseno i průkazný lineární model (modře) s 95% konfidenčními intervaly (černě). Grafy jsou vytvořeny v programu **R** a odděleně i ostatními řády k nahlédnutí na přiloženém CD.



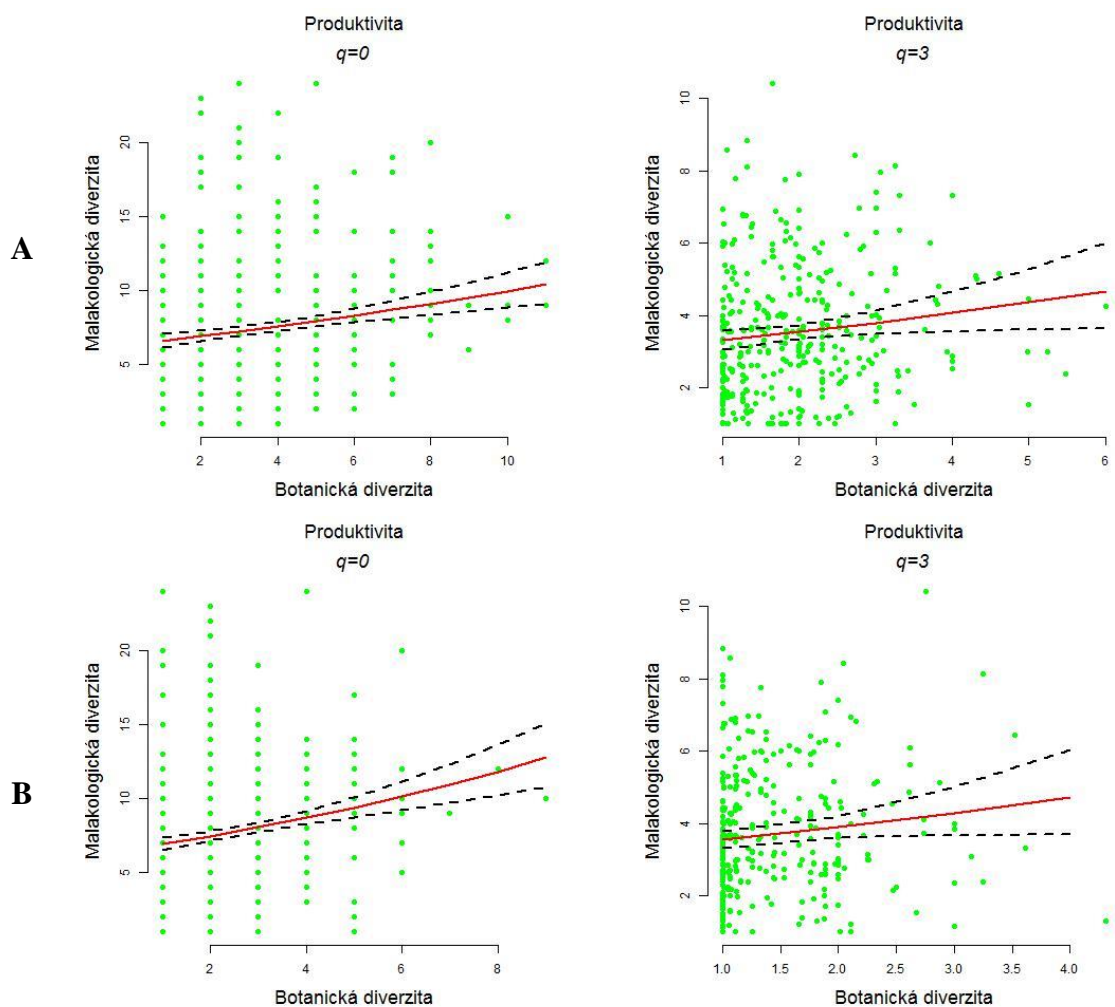
Obrázek 14: Grafy latituda-diverzita

Na obrázku jsou čtyři grafy vyjadřující vztah diverzita-latituda. Po sloupcích jsou vyneseny dvě dvojice grafů pro řády nula a jedna. Grafy **A** ukazují botanickou diverzitu keřového patra, grafy **B** ukazují diverzitu stromového patra. Grafy jsou vytvořeny v programu **R** a odděleně i ostatními řády k nahlédnutí na přiloženém CD.

4.7 Vztah mezi produktivitou a diverzitou

Při prokládání kvadratických trendů mezi malakologickou a botanickou diverzitou se výsledky lišily nejen pro jednotlivá patra, ale i pro řády diverzity (q). Průkaznosti se lišily méně u vyšších řádů, více u vyšších řádů. Pro všechna rostlinná patra byl průkazný rostoucí lineární trend pro „species richness“, tedy pro řád $q = 0$. Pro keřové patro byl průkazný rostoucí trend pro i pro všechny zbývající řády diverzity. V případě stromového patra byly průkazné závislosti pouze pro řády diverzity menší než čtyři. Pro bylinné patro nebyl nalezen nenulový řád diverzity, pro kterým by malakologická diverzita byla průkazně vysvětlena diverzitou rostlin. Všechny průkazné modely mají kladný intercept i sklon křivky, jedná se tedy o rostoucí trendy. V tab. 4 jsou vyneseny všechny průkaznosti všech modelů, vybrané grafy produktivita-diverzita jsou k nahlédnutí níže (obr. 15, 16 a příložené CD).

Pro každý průkazný model jsem stejně jako u latitudiální trendu diverzity vynesl čtyři diagnostické grafy. V případě keřového patra všechny diagnostické grafy podporují nezamítnutí modelu, stejně jako v případě modelu u bylinného patra pro řád diverzity nula. Pro stromové patro vykazují rezidua slabý unimodální trend. Všechny diagnostické grafy jsou k dispozici na příloženém CD.



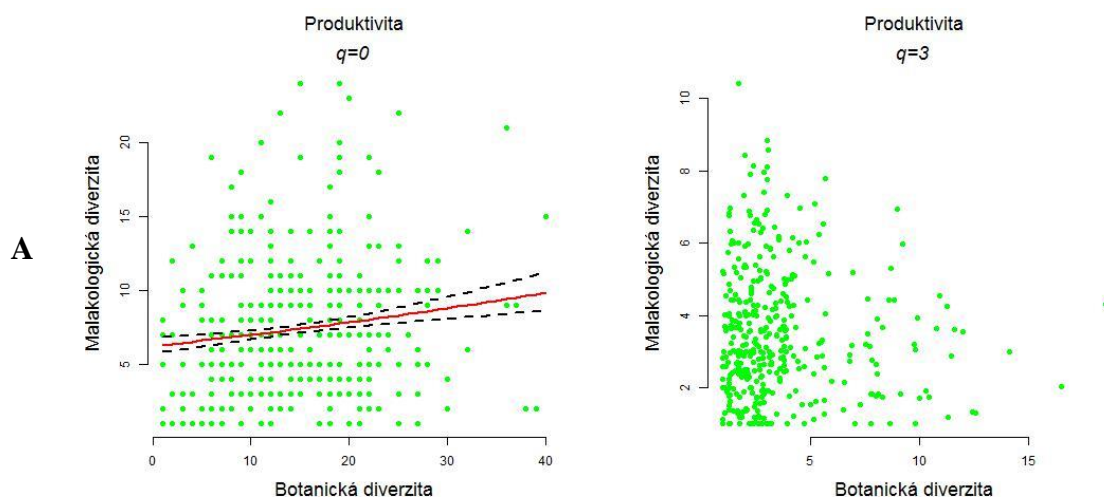
Obrázek 15: Grafy produktivita-diverzita

Na obrázku jsou čtyři grafy. Grafy A jsou vynesena botanická diverzita keřového patra, grafy B jsou vynesena botanická diverzita stromového patra řádu $q = 0$ a 3 proti malakologické diverzitě stejných řádů. Průkazné rendy jsou vyneseny červenou křivkou s černě vyobrazenými 95% konfidenčními intervaly. Grafy jsou vytvořeny v programu R a odděleně i ostatními řády k nahlédnutí na přiloženém CD

Tabulka 4

V tabulce je pro každou vysvětlující diverzitu (a její řád) uvedeno použité rozdělení chyb (vysvětlované malakologické diverzity) a výsledné signifikance modelů.

Řád	Rozdělení	p-hodnoty		
		Bylinné patro	Keřové patro	Stromové patro
0	Quasipoisson	0.009	>0.01	>0.01
0.5	Gamma	0.24	>0.01	>0.01
1	Gamma	0.78	0.02	>0.01
2	Gamma	0.23	0.03	0.03
3	Gamma	0.17	0.03	>0.05
4	Gamma	0.17	0.03	0.05
5	Gamma	0.16	0.02	<0.06
6	Gamma	0.16	0.02	<0.05
7	Gamma	0.16	0.01	<0.06
8	Gamma	0.16	0.01	<0.05
9	Gamma	0.16	0.01	<0.05
10	Gamma	0.16	0.01	<0.05



Obrázek 16: Grafy produktivita-diverzita

Na obrázku jsou umístěny dva grafy, znázorňující vynesenu botanickou diverzitu bylinného patra proti malakologické diverzitě na transektu řádů $q = 0$ a 3. Pro řád $q = 0$ byl nalezen průkazný lineární trend, který znázorňuje červená křivka s černě orámovanými 95% konfidenčními intervaly. Grafy jsou vytvořeny v programu **R** a odděleně i ostatními řády k nahlédnutí na přiloženém CD

5 Diskuze

5.1 Taxonomická invariance biodiverzity

Míry diverzity založené na vážení proporcionálních abundancí taxonů řádem diverzity byly relativně nedávno znovu objeveny Jostem (2006). Tyto míry se staly vděčným předmětem analytických výzkumů (např. Chao *et al.* 2014), nicméně se v biologii stále netěší přílišné oblibě (ale např. Angeler & Drakare 2013, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013, Finn *et al.* 2013, Skácelová & Lepš 2013). V této práci jsem odhalil jejich další zajímavou vlastnost.

Z mých výpočtů plyne, že gama i všechny míry alfa diverzity splňují slabý zákon taxonomické invariance. To znamená, že v libovolném společenstvu bude diverzita vyšší taxonomické úrovně (např. rodů) vždy nižší, než diverzita nižší taxonomické úrovně (např. druhů). Přestože jsem v dokazování uvedených tvrzení užíval značného zjednodušení, důkaz je naprosto v pořádku díky kumulativnímu účinku sčítání.

Splnění slabého principu taxonomické invariance (Storch & Šizling 2008) je očekávatelný výsledek. Míra diverzity, která tento princip nesplní, zajisté nebude korektní mírou. Mohlo by se například stát, že pro nějaký řád diverzity by pro jedno společenstvo byla vyšší diverzita rodů, než druhů. To zajisté neodpovídá intuitivní biologické představě.

To, že je míra gama diverzity taxonomicky invariantní však neznamena, že diverzita společenstva, ve kterém je méně taxonů bude mít vždy nižší diverzitu, než společenstvo s více taxony. Naopak, diverzita pro řády různé od nuly se může libovolně měnit s počtem taxonů (obr. 5).

Taxonomická invariance gama a alfa diverzity je důležitá především pro porovnávání diverzity různých regionů, společenstev a pro sledování změny diverzity s nějakým trendem (například s rostoucí zeměpisnou šířkou). Pro snahu o vyšetření taxonomické invariance jakéhokoli biologického pravidla (pattern) souvisejícího s diverzitou je nezbytné mít takovou míru diverzity, která je taxonomicky invariantní.

Všechny navržené míry alfa diverzity splňují stejně jako míry gama diverzity slabý princip taxonomické invariance. Alfa diverzita je vlastně průměr diverzit gama diverzity

alfa lokalit, a platí pro ni tedy stejná pravidla, jako pro gama diverzitu (Jost 2007, Tuomisto 2010).

Jostova beta diverzita nultého řádu se může při přechodu na nižší taxonomickou úroveň snížit i zvýšit. K jejímu snížení při přechodu z rodové na druhovou taxonomickou úroveň dojde tehdy, pokud stejné rody v různých alfa lokalitách obsahují více navzájem stejných druhů (obr. 11B). Naopak ke zvýšení dojde tedy, pokud stejné rody v různých alfa lokalitách obsahují navzájem různé druhy (obr. 11C). Toto zjištění naznačuje, že ekologické patrnosti spojené s beta diverzitou, které lze snadno pozorovat na druhové úrovni nemusí být platné pro jinou taxonomickou úroveň společenstva. Toto chování platí pro libovolný počet alfa lokalit. Z toho plyne, že při přestupu na jinou taxonomickou úroveň se může zvýšit i snížit Whittakerův index beta diverzity β_W **(1.13)** (Whittaker 1960), i jeho monotónní transformace, jako třeba Sorensenův index β_S **(1.15)** (Koleff *et al.* 2003).

Pro Jostovu beta diverzitu nultého řádu však jedno omezení při změně taxonomické úrovně existuje. Hodnota Jostovy beta diverzity je totiž nezávislá na počtu taxonů ve společenstvu (např. Jost 2007, Chao *et al.* 2014). To znamená, že je-li například na úrovni rodů Jostova beta diverzita nultého řádu rovna jedné, nemůže se již na druhové úrovni více snížit. Naopak, je-li Jostova beta diverzita nultého řádu na rodové úrovni rovna počtu alfa lokalit, nemůže se při přechodu na druhovou taxonomickou úroveň zvýšit. Je ovšem nepravděpodobné nalézt společenstvo s extrémní hodnotou beta diverzity, proto je toto omezení spíše teoretické.

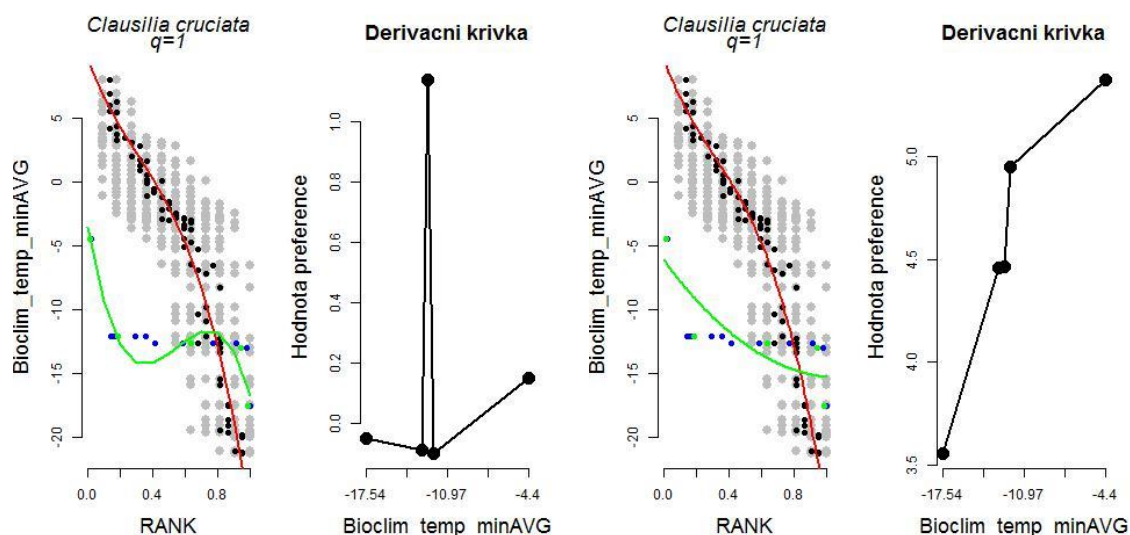
5.2 Preference prostředí

Navržená metoda hodnocení preferencí druhů k různým hodnotám parametrů prostředí pomocí vážených a nevážených RANKových grafů je dle mých znalostí první svého druhu. Návrh metodiky ukazuje, jak odfiltrovat nerovnoměrné rozložení lokalit s různými hodnotami prostředí v datasetu a jak zohlednit proporcionální zastoupení druhů.

Prvním vylepšením obyčejných RANKových grafů v této práci je vynesení randomizačního oblaku. Tato metoda spolehlivě odfiltruje nerovnoměrné rozložení bodů s různými hodnotami daných faktorů prostředí v datasetu. Druhým vylepšením je derivační křivka, která se snaží co nejpřesněji vystihnout, které hodnoty prostředí, na kterých byl druh nalezen, druh preferuje, a kterým se naopak vyhýbá. V konečné fázi vývoje by měl samostatný graf s derivační křivkou být dostatečnou znázorňující metodou, která jasně ukáže preference druhu k různým hodnotám různých parametrů prostředí.

RANKové grafy zobrazují všechny hodnoty faktoru prostředí, tedy každou zvlášť. Nedochází zde tedy k žádné ztrátě informací slučováním blízkých hodnot (Nekola *et al.* 2008). To je výhodné, protože většina lokalit má často odlišné hodnoty různých parametrů prostředí. To znamená, že v RANKových grafech je polynom prokládán jen o málo méně body, než kolik je celkem výskytů druhu, protože je velmi pravděpodobné, že každý bod výskytu má jinou hodnotu sledovaného parametru prostředí.

Regresní křivka neprojde všemi body (Gromping 2009). Nejhorší spolehlivost fitu lze pozorovat pro vážení abundancí, tedy pro řády $q = 1$ a $q = 2$. Zde může vzdálenost mezi body zapříčinit, že proložený polynom bude na části svého intervalu rostoucí, což znemožní jakkoliv interpretovat derivační křivku (obr. 17). To by totiž znamenalo, že druh disproporčně favorizuje danou hodnotu faktoru prostředí, mnohem více, než naznačují dostupná data. Proto jsem musel polynomiální model omezit tak, aby byla křivka vždy klesající (Van den Meersche *et al.* 2009). Tím jsem ovšem mírně zhoršil fit modelu pro ty situace, kdy by model obyčejného polynomu byl v části svého intervalu rostoucí.



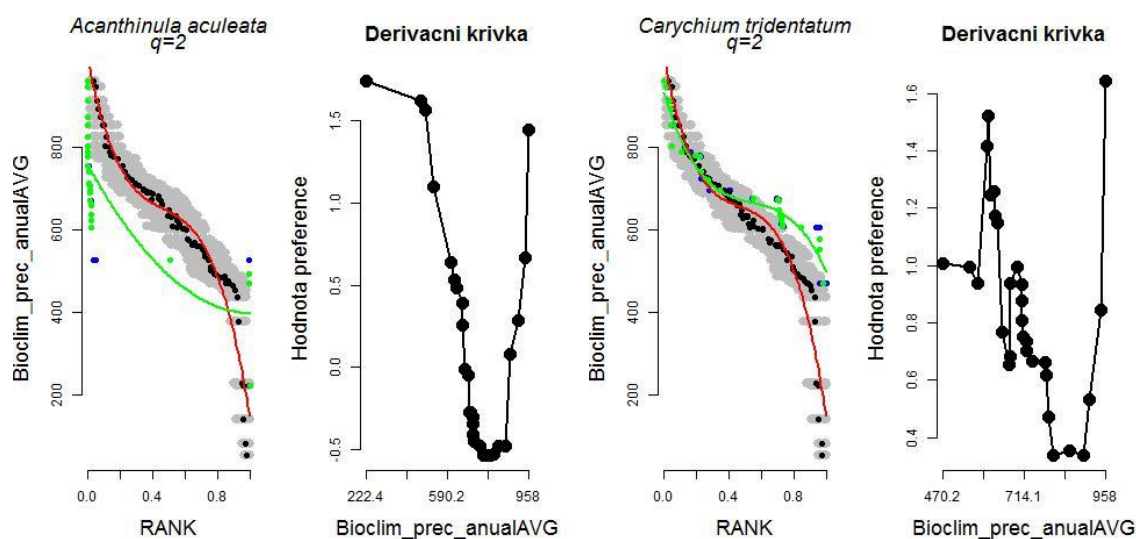
Obr 17. Preference druhu Závornatka křížatá

Grafy ukazují preference druhu Závornatka křížatá (*Clausilia cruciata*) k satelitně změřené minimální teplotě na bodech jejího výskytu na transektu. V levém grafu jsem využil pro nalezení vhodného polynomu neomezený model, v pravém grafu jsem model omezil tak, aby byla výsledná křivka vždy klesající.

Zhoršený fit omezeného modelu měl rozhodně vliv na vyhodnocování nejpreferovanější hodnotu průměrných ročních srážek. Pro 17 případů, kdy doc. Juříčková označila preferenci jako nepravděpodobnou, se ukázalo, že křivka měla natolik zhoršený fit, že bylo metodicky nemožné správně vyhodnotit nejpreferovanější roční úhrn srážek. Jinými slovy, body výskytu naznačují jinou preferenci ke srážkám, než jaká je následně vyhodnocena metodou derivační křivky. Původní model nejčastěji vycházel rostoucí u grafů pro vážené abundance, kvůli tomu, že některé body měly velkou horizontální, ale malou vertikální vzdálenost (obr 17.). Tomu odpovídá i nalezení více nepravděpodobných preferencí pro vyšší řády.

Příčiny vyhodnocení nepravděpodobných preferencí průměrných ročních teplot jsou rozmanitější. U tří druhů se zdá, že jde o šum způsobený sběrem dat. Sběr byl na celém gradientu prováděn v zonální vegetaci, což byl na většině gradientu zapojený les. *De facto* všechny druhy, které zde byly sebrány, byly tedy lesní druhy. V mediteránu, kde je zonální vegetací polootevřená makkie, se na snímkových plochách vyskytovaly i druhy otevřených stanovišť. Tyto druhy nebyly na zbytku gradientu zaznamenány,

protože se zde vyskytují mimo les na maloplačných azonálních biotopech, jako jsou skalní stepy či exponované skály, kde ovšem nebylo prováděno snímkování. Tato nepřesnost ve sběru tedy může zapříčinit, že druh falešně preferuje jinou hodnotu teplot či srážek (Juříčková *in verb.*). Dále je na vině opět nepřesný fit polynomu, který by obvykle vycházel na části svého polynomu rostoucí. U většiny případů je však nesprávně nejpreferovanější hodnota průměrné roční teploty zároveň hodnota extrémní. To znamená, že je to teplota pro druh zároveň maximální/minimální teplotou, na které se v datech vyskytuje. To napovídá, že polynom krajní body protíná poměrně nespolehlivě, a vyhodnotit krajní hodnoty je tak velmi obtížné (obr. 18). Děje se tomu tak proto, že odhadnutý polynom v krajních bodech „neví odkud začít“ (resp. „neví kam pokračovat“), a proto je běžné, že je polynom v krajních bodech zalomený, což ovlivňuje spočtenou derivaci.



Obr 18. Nevýhody vyhodnocování derivační křivkou

Levý graf ukazuje preferenci druhu Ostnatka trnitá (*Acanthinula aculeata*) k průměrnému ročnímu úhrnu srážek pro řád diverzity $q = 2$. Model regrese má příliš špatný fit, a proto vychází nejpreferovanější hodnota 222.4, přestože RANKový graf naznačuje spíše hodnoty kolem 550. Pravý graf ukazuje preferenci druhu Síměnka Trojzubá (*Carychium tridentatum*) ke stejnému faktoru prostředí. Přestože graf a velká část derivační křivky naznačuje preferenci zhruba k 650, derivační křivka vyhodnotila nejpreferovanější hodnotu jako krajní bod polynomu.

Celkově je navržená metoda příliš odkázána na fit prokládaného polynomu, což metodě vážených RANKových grafů rozhodně neprospívá. Metodu je nutné ještě vylepšit a modifikovat, než ji budu moci doporučit jako kvalitní analytický nástroj.

5.3 Latitudiální gradient biodiverzity

Cílem této diplomové práce je mimo jiné zkoumat vliv měr diverzity na sílu (signifikanci) makroekologických jevů (Pianka 1966), jako je latitudiální trend diverzity a vztah mezi produktivitou a diverzitou pro různé řády diverzity. Při zkoumání latitudiálního trendu jsem analyzoval botanická a malakologická data nasbíraná podél transektu, který vedl přes severní, západní a jižní Evropu a severní Afriku.

V případě malakologických dat, které čítají více než 100 druhů, jsem zobecněným lineárním modelem s Poissonovým rozdělením chyb (Pekár & Brabec 2009) našel pro řád diverzity nula unimodální závislost, která naznačuje, že nejvyšší počet druhů měkkýšů lze nalézt kolem padesátého stupně zeměpisné šířky. Unimodální závislost je v literatuře uváděna především pro vztah mezi produktivitou a diverzitou (např. Grime 1973, Rosenzweig 1995). To může znamenat, že spíše než zeměpisná šířka má na počet druhů měkkýšů vliv jiný faktor, například dostupnost vody nebo teplota (Horsák & Chytrý 2014). V této diplomové práci bylo však primárním cílem zkoumat, jak se závislost mění s řádem diverzity.

Hodnota diverzity klesá s jejím řádem, ne však stejnoměrně pro všechny body. Tato fluktuace je však velmi slabá s porovnáním výrazného poklesu s řádem diverzity. Pro vyšší řády diverzity se tedy hodnota diverzity zmenšovala, a fluktuace poklesu napříč body nebyla dostatečně silná, aby zrušila anebo alespoň změnila podobu trendu latituda diverzita napříč transektem západní Evropy. Latitudiální gradient plžů je tedy pro všechny řády unimodální (Mittelbach *et al.* 2007), s nejvyššími hodnotami diverzity kolem padesátého stupně zeměpisné šířky. Vliv řádu diverzity je tedy z hlediska signifikance nepodstatný.

Pro řád nula byla v modelu nalezena slabá overdispérze (reziduální deviance 757.83 na 407 stupňů volnosti). V modelu jsem tedy vyzkoušel i korekci na quasipoissonovo

rozdělení chyb, trend byl však pořád průkazný na pětiprocentní hladině signifikance ($p < 0.01$). Diagnostické grafy žádného modelu nevykazovaly žádné abnormality, není tedy důvod se domnívat, že by v těchto případech byl model neadekvátní statistickou metodou (Pekár & Brabec 2009). Všechny grafy, včetně diagnostické grafy modelů jsou k nahlédnutí na přiloženém CD.

Botanická diverzita bylinného patra řádu nula na rozdíl od malakologické diverzity vykazuje vysoce signifikantní klesající trend od rovníku k vyšším zeměpisným šířkám (Wright *et al.* 1993). Tento trend je vysoce signifikantní i pro zbylé řády diverzity. V porovnání s malakologickou diverzitou je ovšem pokles p-hodnoty s diverzitou s řádem mnohem strmější. To znamená, že bylinné patro má větší odchylku mezi skutečným statistickým rozdělením pokryvností a jejich rovnoměrným rozdělením (pokryvnost je korelát abundance), které by vedlo ke stejným výsledkům pro všechny řády diverzit (Jost 2006). Povětšinou je na bodě jen několik málo druhů, které pokrývají největší část bodu, mezi kterými se však vyskytuje i mnoho vzácných druhů rostlin. Řád diverzity tedy silně ovlivňuje signifikanci vztahu mezi latitudou a diverzitou rostlinných společenstev bylinného patra.

Srovnání změn malakologické a botanické diverzity s řádem je nejlépe patrný na vynesení mapách (obr. 12) (Kahle & Wickham 2013). Zatímco například pro řád jedna je diverzita suchozemských měkkýšů povětšinou vyrovnaná – většina bodů má sytě červenou barvu – u rostlin bylinného patra je většina bodů narůžovělých. To značí, že většina bodů má podprůměrnou botanickou diverzitu bylinného patra a jen pár bodů má lze považovat za hotspots diverzity.

Ani v modelech zkoumajících závislost mezi zeměpisou šířkou a botanickou diverzitou bylinného patra podle mého názoru nevykazují diagnostické grafy takové anomálie, aby byly modely zamítnuty jako neadekvátní nástroj (Pekár & Brabec 2009).

Pro keřové patro nebyl nalezen žádný signifikantní trend latitudy diverzity. Pro stromové patro bylo několik řádů vysoce signifikantní, jiné byly na hranici průkaznosti (viz tab 3). Diagnostické grafy však podle mého názoru vykazovaly příliš mnoho šumu – například podle mě zřejmě nenormální rozdělení reziduí. Pro tyto modely navrhuji a pro další analýzu navrhuji použití jiných statistických nástrojů.

5.4 Vztah mezi produktivitou a diverzitou

Výsledky lineárních modelů nemohou jednoznačně podpořit ani zamítnout existenci vztahu mezi produktivitou a diverzitou, podobně jako Hawkins & Pausas (2004). Všechny modely zkoumající vztahy počtu druhů byly rostoucí (Wright *et al.* 1993) a vysoce průkazné (tab 3). Přestože je interpretace diagnostických grafů do jisté míry vždy subjektivní, dle mého názoru žádný diagnostický graf pro tyto řády neodhalil závažnější chybu v konstrukci modelu a to i přes slabý unimodiální trend reziduí u stromového patra (Pekár & Brabec 2009). Pro vyšetřování závislostí počtů druhů jsem použil zobecněný lineární model s Poissonovým rozdělením a logaritmickou link funkcí, který je osvědčenou metodou ke zjištění závislostí mezi počty druhů různých taxonů (Mittelbach *et al.* 2001, Whittaker 2003).

Pro patra keřové a stromové vyšly průkazně i modely řádů 0.5 a 1. Nález tedy zdánlivě souhlasí s výsledky Skácelové & Lepše (2013), kteří našli nejsilnější vztah mezi produkcí biomasy a diverzitou fytoplanktonu pro řád nula a slabší průkaznost modelů pro řád roven jedné a dvěma.

Rozdíly v průkaznostech modelů se snižovaly s rostoucím řádem diverzity. To je důsledek toho, že hodnota diverzity se s rostoucím řádem mění pořád méně (Chao *et al.* 2012). Pro budoucí analýzy lze tedy použít pouze několika prvních řádů diverzity, protože pro vyšší řády se průkaznost modelu bude měnit jen minimálně.

Přestože trendy mezi produktivitou a diverzitou byly průkazné, rozšiřující se konfidenční intervaly naznačují, že trend může být pouze statistický artefakt (obr. 15, 16). Seskupením bodů v levém dolním rohu grafu a postupným snížením hustoty těchto bodů směrem k pravému hornímu rohu, ovšem po celém obvodu grafu může vzniknout stejný statistický trend. Grafy všech závislostí pro nenulové řády vykazují právě takové seskupení bodů – nepodporoval bych proto tvrzení, že tato práce objevila reálný ekologický vztah mezi produktivitou diverzitou pro nenulové řády.

6 Závěr

V této práci se mi podařilo ukázat, že vztahy pro výpočet alfa a gama diverzity jsou taxonomicky invariantní, což odpovídá intuitivní biologické představě. Jostova beta diverzita se při změně taxonomické úrovně může snížit i zvýšit, což je opět biologicky očekávatelný výsledek. Míry diverzity založené na Hillových číslech jsou velmi pokročilým nástrojem měření diverzity, a doufám, že se v budoucnosti budou těšit vyšší oblibě.

Navrhl jsem metodiku na zjišťování preferovaných parametrů prostředí pro suchozemské měkkýše. Tato metodika má stále mnoho nedostatků. Na druhou stranu je tento postup zjišťování preferencí druhů založený na exaktním přístupu, a mohl by být v budoucnu cenným biologickým nástrojem.

Řád diverzity může hrát významnou roli při vyhodnocování makroekologických patrností. Je tedy třeba při výzkumu uvádět, jaká byla užita míra diverzity, a správně výsledky interpretovat. Výsledky napovídají, že signifikantní vztah například mezi produktivitou a diverzitou pro řád $q = 0$ nemusí nutně znamenat, že bude tento vztah signifikantní i pro další řády diverzity.

7 Zdroje

- Abrams, P. A. 1995. Monotonic or Unimodal Diversity-Productivity Gradients: What Does Competition Theory Predict?. *Ecology* 76 (7): 2019–2027.
- Adelman, M. A. 1969. Comment on the „H' Concentration Measure as a Numbers-Equivalent. *The Review of Economics and Statistics* 51 (1): 99–101.
- Allen, A. P., Brown J.H., Gillooly J.F. 2002. Global Biodiversity, Biochemical Kinetics, and the Energetic-Equivalence Rule. *Science* 297 (5586): 1545–1548.
- Angeler, D.G., Drakare S. 2013. Tracing alpha, beta, and gamma diversity responses to environmental change in boreal lakes. *Oecologia*, 172(4):1191–1202
- Arroyo-Rodríguez, V., Rös, M., Escobar, F., Melo, F.P.L., Santos, B.A., Tabarelli, M., Chazdon, R., Kitzberger, T. 2013. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101(6):1449–1458
- Bagchi, R., Gallery, R.E., Gripenberg, S., Gurr, S.J., Narayan L., Addis, C.E., Freckleton, R.P., Lewis, O.T. 2014. Pathogens and Insect Herbivores Drive Rainforest Plant Diversity and Composition. *Nature* 506 (7486): 85–88.
- Botero, C.A., Dor, R., McCain, C.M., Safran, R.J. 2014. Environmental Harshness Is Positively Correlated with Intraspecific Divergence in Mammals and Birds. *Molecular Ecology* 23 (2): 259–268.
- Brown, J.H. 2014. Why Are There so Many Species in the Tropics? *Journal of Biogeography* 41 (1): 8–22.
- Cardillo, M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266 (1425): 1221–1225.
- Clarke, A., Gaston, K.J. 2006. Climate, Energy and Diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1599): 2257–2266.
- Copas, J. 1999. The Effectiveness of Risk Scores: The Logit Rank Plot. *Journal of the Royal Statistical Society Series C (Applied Statistics)* 48 (2): 165–183.
- Crame, J. A. 2001. Taxonomic Diversity Gradients through Geological Time. *Diversity and Distributions* 7 (4): 175–189.
- Currie, D. J. 1991. Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist* 137 (1): 27–49.
- Finn, D.S., Khamis, K., Milner, A.M. 2013. Loss of small glaciers will diminish beta diversity in Pyrenean streams at two levels of biological organization. *Global Ecology and Biogeography*, 22(1):40–51
- Fischer, A.G. 1961. Latitudinal variations in organis diversity. *American Scientist* 49 (1): 50–74.
- Gaston, K.J. 2000. Global Patterns in Biodiversity. *Nature* 405 (6783): 220–227.

- Gillman, L.N., Wright, S.D, Cusens, J., McBride, P.D, Malhi, Y., Whittaker, R.J. 2015. Latitude, Productivity and Species Richness. *Global Ecology and Biogeography* 24 (1): 107–117.
- Gorelick, R. 2011. Commentary: Do We Have a Consistent Terminology for Species Diversity? The Fallacy of True Diversity. *Oecologia* 167 (4): 885–888.
- Gray, J.S., Bjørgesæter, A., Ugland, K.I. 2006. On Plotting Species Abundance Distributions. *Journal of Animal Ecology* 75 (3): 752–756.
- Grime, J. P. 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* 242 (5396): 344–347.
- Gromping, U. 2009. Variable importance assessment in regression: Linear regression versus random forest. *The Am. Statistician* 63 (4) (2009), pp. 308–319
- Harrison, S., Davies, K.F., Safford, H.D, Viers, J.H. 2006. Beta Diversity and the Scale-Dependence of the Productivity-Diversity Relationship: A Test in the Californian Serpentine Flora. *Journal of Ecology* 94 (1): 110–117.
- Hawkins, B.A. 2001. Ecology's Oldest Pattern? *Trends in Ecology & Evolution* 16 (8): 470.
- Hawkins, B.A., Pausas, J.G. 2004. Does Plant Richness Influence Animal Richness?: The Mammals of Catalonia (NE Spain). *Diversity and Distributions* 10 (4): 247–252.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. 2003. Does Herbivore Diversity Depend on Plant Diversity? The Case of California Butterflies. *The American Naturalist* 161 (1): 40–49.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54 (2): 427–432.
- Hoffmann, S., Hoffmann, A. 2008. Is there a “true” diversity? *Ecological Economics* 65 (2): 213–215.
- Horsák, M., Chytrý, M. 2014. Unimodal Latitudinal Pattern of Land-Snail Species Richness across Northern Eurasian Lowlands. *PLOS ONE* 9 (8): e104035.
- Huston, M. 1979. A General Hypothesis of Species Diversity. *The American Naturalist* 113 (1): 81–101.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M. 2014. Rarefaction and Extrapolation with Hill Numbers: A Framework for Sampling and Estimation in Species Diversity Studies. *Ecological Monographs* 84 (1): 45–67.
- Chao, A., Chiu, C., Hsieh, T.C. 2012. Proposing a Resolution to Debates on Diversity Partitioning. *Ecology* 93 (9): 2037–2051.
- Chao, A., Chiu, C., Jost, L. 2010. Phylogenetic Diversity Measures Based on Hill Numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365 (1558): 3599–3609.
- Chiu, C., Jost, L., Chao, A. 2014. Phylogenetic Beta Diversity, Similarity, and Differentiation Measures Based on Hill Numbers. *Ecological Monographs* 84 (1): 21–44.
- Chown, S.L., Gaston, K.J., Williams, P.H. 1998. Global Patterns in Species Richness of Pelagic Seabirds: The Procellariiformes. *Ecography* 21 (4): 342–350.

- Jablonski, D., Roy, K., Valentine, J.W. 2006. Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. *Science* 314 (5796): 102–106.
- Jaccard, P. 1912. The Distribution of the Flora in the Alpine Zone.1. *New Phytologist* 11 (2): 37–50.
- Jost, L. 2006. Entropy and Diversity. *Oikos* 113 (2): 363–75.
- Jost, L. 2007. Partitioning Diversity into Independent Alpha and Beta Components. *Ecology* 88 (10): 2427–2439.
- Jost, L. 2008. GST and Its Relatives Do Not Measure Differentiation. *Molecular Ecology* 17 (18): 4015–4026.
- Jost, L. 2009. Mismeasuring biological diversity: Response to Hoffmann and Hoffmann (2008). *Ecological Economics* 68 (4): 925–928.
- Jost, L. 2010. Independence of Alpha and Beta Diversities. *Ecology* 91 (7): 1969–1974.
- Jost, L., DeVries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A., Ricotta, C. 2010. Partitioning Diversity for Conservation Analyses. *Diversity and Distributions* 16 (1): 65–76.
- Kahle, D., Wickham, H. 2013. ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *R Journal* 5 (1): 144–161.
- Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J. 2003. Measuring Beta Diversity for Presence–absence Data. *Journal of Animal Ecology* 72 (3): 367–382.
- Lim, J.Y., Fine, P.V.A., Mittelbach, G.G. 2015. Assessing the Latitudinal Gradient in Herbivory. *Global Ecology and Biogeography* 24 (10): 1106–1112.
- Ložek, V. 1965. Problems of Analysis of the Quaternary Nonmarine Molluscan Fauna in Europe. *Geological Society of America Special Papers* 84: 201–218.
- Magurran, A.E., Henderson, P.A. 2003. Explaining the excess of rare species in abundance distributions. *Nature* 422 (6933): 714–716.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Benson, R.B.J., Goswami, A. 2014. The latitudinal biodiversity gradient through deep time. *Trends in Ecology & Evolution* 29 (1): 42–50.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., Dornelas, M., Enquist, B.J., Green, J.L., He, F., Hurlbert, A.H., Marrugan, A.E., Marquet, P.A., Maurer, B.A., Ostling, A., Soykan, C.U., Ugland, K.I., White, E.P. 2007. Species Abundance Distributions: Moving beyond Single Prediction Theories to Integration within an Ecological Framework. *Ecology Letters* 10 (10): 995–1015
- Menéndez, R., Megías, A.G., Hill, J.K., Braschler, B., Willis, S.G., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D.B., Thomas, C.D. 2006. Species Richness Changes Lag behind Climate Change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273 (1593): 1465–1470.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, A.H., McCain, C.M., McCune, R.A., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schulter, D., Sobel, J.M., Turelli, M. 2007. Evolution and the Latitudinal Diversity Gradient: Speciation, Extinction and Biogeography. *Ecology Letters* 10 (4): 315–331.

- Mittelbach, G. G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I., Gough, L. 2001. What Is the Observed Relationship between Species Richness and Productivity? *Ecology* 82 (9): 2381–2396.
- Nekola, J.C., Šizling, A.L., Boyer, A.G., Storch, D. 2008. Artifacts in the Log-Transformation of Species Abundance Distributions. *Folia Geobotanica* 43 (3): 259–268.
- Oksanen, J. 1996. Is the Humped Relationship between species Richness and Biomass an Artefact due to Plot Size? *Journal of Ecology* 84 (2): 293–295.
- Pärtel, M., Laanisto, L., Zobel, M. 2007. Contrasting Plant Productivity-Diversity Relationships Across Latitude: The Role of Evolutionary History. *Ecology* 88 (5): 1091–1097.
- Pekár, S., Brabec, M. 2009. Moderní analýza biologických dat - Zobecněné lineární modely v prostředí R. NAKLADATELSTVÍ SCIENTIA, spol. s.r.o., 236 s. ISBN: 978-80-86960-44-9
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist* 100 (910): 33–46.
- Pielou, E. C. 1966. Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse. *The American Naturalist* 100 (914): 463–465.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T. 2009. Can the Tropical Conservatism Hypothesis Explain Temperate Species Richness Patterns? An Inverse Latitudinal Biodiversity Gradient in the New World Snake Tribe Lampropeltini. *Global Ecology and Biogeography* 18 (4): 406–415.
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rényi, A. 1961. On Measures of Entropy and Information. In: Neymann, J. (ed.) *Proc. 4th Berkeley Symp. Math. Statist. Probabil.* (Vol. 1). Univ. of California Press. 547–561.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press. 460s. ISBN: 9780521499521
- Shannon, C.E. 2001. A Mathematical Theory of Communication. *SIGMOBILE Mob. Comput. Commun. Rev.* 5 (1): 3–55.
- Shao, J., Ivanov, P.Ch., Urošević, B., Stanley, H.E., Podobnik, B. 2011. Zipf Rank Approach and Cross-Country Convergence of Incomes. *EPL (Europhysics Letters)* 94 (4): 48001.
- Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M. 1998. Experimental Tests of the Dependence of Arthropod Diversity on Plant Diversity. *The American Naturalist* 152 (5): 738–750.
- Skácelová, O., Lepš, J. 2013. The Relationship of Diversity and Biomass in Phytoplankton Communities Weakens When Accounting for Species Proportions. *Hydrobiologia* 724 (1): 67–77.
- Storch, D., Evans, K.L., Gaston, K.J. 2005. The Species-Area-Energy Relationship" *Ecology Letters* 8 (5): 487–492.
- Storch, D., Šizling, A.L. 2008. The Concept of Taxon Invariance in Ecology: Do Diversity Patterns Vary with Changes in Taxonomic Resolution? *Folia Geobotanica* 43 (3): 329–344.

- Šímová, I., Li, Y.M., Storch, D. 2013. Relationship between Species Richness and Productivity in Plants: The Role of Sampling Effect, Heterogeneity and Species Pool. *Journal of Ecology* 101 (1): 161–70.
- Šímová, I., Storch, D., Keil, P., Boyle, B., Phillips, O.L., Enquist, B.J. 2011. Global Species–energy Relationship in Forest Plots: Role of Abundance, Temperature and Species Climatic Tolerances. *Global Ecology and Biogeography* 20 (6): 842–856.
- Šizling, A.L., Storch, D., Reif, J., Gaston, K.J. 2008. Invariance in Species-Abundance Distributions. *Theoretical Ecology* 2 (2): 89–103.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J. 1996. Productivity and Sustainability Influenced by Biodiversity in Grassland Ecosystems. *Nature* 379 (6567): 718–720.
- Tonkin, J.D., Death, R.G., Barquín, J. 2013. Productivity–diversity Relationships for Stream Invertebrates Differ Geographically. *Aquatic Ecology* 47 (1): 109–11.
- Tuomisto, H. 2010. A Diversity of Beta Diversities: Straightening up a Concept Gone Awry. Part 1. Defining Beta Diversity as a Function of Alpha and Gamma Diversity. *Ecography* 33 (1): 2–22.
- Tuomisto, H. 2011. Commentary: Do We Have a Consistent Terminology for Species Diversity? Yes, If We Choose to Use It. *Oecologia* 167 (4): 903–911.
- Van den Meersche, K., Soetaert, K., Van Oevelen, D. 2009. xsample(): An R Function for Sampling Linear Inverse Problems. *Journal of Statistical Software* 30: 1-15
- Veech, J.A., Crist, T.O. 2010. Diversity Partitioning without Statistical Independence of Alpha and Beta. *Ecology* 91 (7): 1964–1969.
- Vellend, M. 2001. Do Commonly Used Indices of β -Diversity Measure Species Turnover? *Journal of Vegetation Science* 12 (4): 545–552.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G.G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P., Parmenter, R. 1999. The Relationship Between Productivity and Species Richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30 (1): 257–300.
- Weir, J.T. 2014. Environmental Harshness, Latitude and Incipient Speciation. *Molecular Ecology* 23 (2): 251–253.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30 (3): 279–338.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and Diversity in Land Plant Communities: Numerical Relations of Species Express the Importance of Competition in Community Function and Evolution. *Science* (New York, N.Y.) 147 (3655): 250–260.
- Whittaker, R.J., Heegaard, E. 2003. What is the observed relationship between species richness and productivity? Comment. *Ecology* 84 (12): 3384–3390.
- Wickham, H. 2007. Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software* 21(12): 1-20
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J. 2004. Historical Biogeography, Ecology and Species Richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19 (12): 639–644.

- Wiens, J.J., Sukumaran, J., Pyron, R.A., Brown, R.M. 2009. Evolutionary and Biogeographic Origins of High Tropical Diversity in Old World Frogs (Ranidae). *Evolution* 63 (5): 1217–1231.
- Wright, D.H., Currie, D.J., Maurer, B.A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: Ricklefs R.E., Schluter, D. (ed.) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Univ. of Chicago Press. 66-74
- Xu, J., Bekaert, A.J., Dupont, J., Rouve, S., Annesi-Maesano, I., De Magalhaes Filho, C.D., Kappeler, L., Holzenberger, M. 2011. Exploring Endocrine GH Pattern in Mice Using Rank Plot Analysis and Random Blood Samples. *Journal of Endocrinology* 208 (2): 119–129.
- Zhang, Q., Niu, J., Buyantuyev, A., Zhang, J., Ding, Y., Dong, J. 2011. Productivity–species richness relationship changes from unimodal to positive linear with increasing spatial scale in the Inner Mongolia steppe. *Ecological Research* 26 (3): 649–658.
- Zobel, M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12 (7): 266–269.

8 Matematické důkazy

Tvrzení I.

Je-li společenstvo tvořeno N stejně abundantními taxony, gama diverzita libovolného řádu bude N .

Důkaz I.

Vztah pro výpočet gama diverzity pro $q \neq 1$ **(1.5)** lze dle předpokladu tvrzení přepsat do tvaru

$${}^q D(\gamma) = \left(\sum_{i=1}^N \frac{1}{N}^q \right)^{\frac{1}{1-q}}. \quad (\text{I.1})$$

Tento vztah lze již snadno převést na výsledný tvar

$${}^q D(\gamma) = \left(\frac{1}{N}^{q-1} \right)^{\frac{1}{1-q}} = N. \quad (\text{I.2})$$

Vztah pro výpočet gama diverzity řádu jedna **(1.6)** lze stejně jako vztah **(I.1)** dle předpokladu tvrzení přepsat na tvar

$${}^1 D(\gamma) = \exp \left(- \sum_{i=1}^N \frac{1}{N} \ln \frac{1}{N} \right). \quad (\text{I.3})$$

Tato rovnost lze opět snadno převést na výsledný tvar

$${}^1 D(\gamma) = \exp \left(-N * \ln \frac{1}{N} \right) = \exp \left(\ln \frac{1}{N}^{-1} \right) = N \blacksquare \quad (\text{I.4})$$

Tvrzení II.

Je-li společenstvo rozděleno do S lokalit tak, že každá lokalita bude obsahovat M stejně abundantních taxonů, Jostova i Tuomisto alfa diverzita budou mít pro všechny řády diverzitu rovnou M .

Důkaz II.

Vztah pro výpočet Jostovy alfa diverzity pro $q \neq 1$ **(1.7)** lze dle předpokladů tvrzení přepsat do tvaru

$${}^q D(\alpha_R) = \left(\frac{\sum^S \sum^M \frac{1}{S * M}^q}{\sum^S \frac{1}{S}^q} \right)^{\frac{1}{1-q}}. \quad (\text{II.1})$$

Tento vztah lze dále upravit převedením jmenovatele na

$${}^q D(\alpha_R) = \left((M * S) \frac{1}{M * S}^q * S^{q+1} \right)^{\frac{1}{1-q}}. \quad (\text{II.2})$$

Vztah **(II.2)** jde již snadno upravit do výsledného tvaru

$${}^q D(\alpha_R) = ((M * S)^{1-q} * S^{q+1})^{\frac{1}{1-q}} = (M^{1-q} * S^{q-q})^{\frac{1}{1-q}} = M. \quad (\text{II.3})$$

Vztah pro výpočet Tuomisto alfa diverzity pro $q \neq 1$ **(1.9)** lze dle předpokladů tvrzení napsat jako

$${}^q D(\alpha_T) = \left(\sum^S \sum^M \frac{1}{M}^q * \frac{1}{S} \right)^{\frac{1}{1-q}}. \quad (\text{II.4})$$

Ekvivalentními úpravami je vztah **(II.4)** snadno převeditelný na výsledný tvar

$${}^q D(\alpha_T) = \left(M^{1-q} * \frac{S}{S} \right)^{\frac{1}{1-q}} = M. \quad (\text{II.4})$$

Pro $q = 1$ lze vztah pro výpočet alfa diverzity **(1.8)** dle předpokladů tvrzení přepsat jako

$${}^1 D(\alpha) = \exp \left(\sum^S \frac{1}{S} \sum^M \frac{1}{M} \ln \frac{1}{M} \right). \quad (\text{II.6})$$

Protože však první sumace je rovna jedné, lze vztah **(II.6)** upravit stejně jako vztah **(1.3)** na výsledný tvar

$${}^1 D(\alpha) = \exp \left(-M * \ln \frac{1}{M} \right) = \exp \left(\ln \frac{1}{M}^{-1} \right) = M \blacksquare \quad (\text{II.6})$$

Tvrzení III:

Gama diverzita společenstva všech řádů bude vždy vyšší pro nižší taxonomickou úroveň (tedy např. rodová diverzita bude nižší než druhová diverzita) za podmínky, že nejméně jedna jednotka vyšší taxonomické úrovně ve společenstvu (např. rody) obsahuje nejméně dvě jednotky nižší taxonomické úrovně (např. druhy).

Důkaz III:

Označím ${}^qD(\gamma)_1$ jako diverzitu taxonomické úrovně jedna (např. rodovou diverzitu) a ${}^qD(\gamma)_2$ jako diverzitu taxonomické úrovně dva (např. druhovou diverzitu). Nechť společenstvo obsahuje N taxonů taxonomické úrovně jedna. Nechť obsahuje dle předpokladů tvrzení k taxonů taxonomické úrovně jedna (i.e rodová diverzita) alespoň dva taxony taxonomické úrovně dva (i.e druhy) tak, že taxonů úrovně dva bude ve společenstvu $N + l$. Gama diverzita pro $q \neq 1$ **(1.5)** druhé taxonomické úrovně se dá tedy přepsat jako

$${}^qD(\gamma)_2 = \left(\sum_{i=1}^{N-k} s_i^q + \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}, \quad (\text{III.1})$$

kde s_i je proporcionální abundance taxonů taxonomické úrovně dva. Dokazované tvrzení, ${}^qD(\gamma)_1 < {}^qD(\gamma)_2$, lze tedy přepsat jako

$$\left(\sum_{i=1}^{N-k} p_i^q + \sum_{i=N-k+1}^N p_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}} < \left(\sum_{i=1}^{N-k} s_i^q + \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i^q \right)^{\frac{1}{1-q}}, \quad (\text{III.2})$$

přičemž platí podmínky, že $\sum_{i=k}^N p_i = \sum_{i=k}^{N+l} s_i = 1$ a zároveň $p_i = s_i$ pro každé i z intervalu $\langle 1, N - k \rangle$. Druhá podmínka značí, že taxony první úrovně, které obsahují právě jeden taxon druhé úrovně (i.e každý rod obsahuje pouze jeden druh) mají stejnou proporcionální abundanci na obou taxonomických úrovních. První podmínka plyne z toho, že součet všech proporcionálních abundancí obou úrovní musí být roven jedné. Buď nyní $q \geq 1$. Celou nerovnost lze zlogaritmovat, vynásobit výrazem $(1 - q) < 0$ a zpětně transformovat exponenciální funkcí. Po těchto úpravách má nerovnost tvar

$$\sum_{i=1}^{N-k} p_i^q + \sum_{i=N-k+1}^N p_i^q > \sum_{i=1}^{N-k} s_i^q + \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i^q. \quad (\text{III.3})$$

Díky druhé podmínce vztahu **(III.2)** lze z každé strany nerovnosti odečíst první sumaci. Výsledná nerovnost má tvar

$$\sum_{i=N-k+1}^N p_i^q > \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i^q. \quad (\text{III.4})$$

Pro dokázání tvrzení stačí dokázat nerovnost pro případ, že $N = k = l = 1$. Nerovnost lze tedy zjednodušit na

$$p_1^q > s_1^q + s_2^q, \quad (\text{III.5})$$

kde díky první podmínce vztahu **(III.2)** platí, že $p_1 = s_1 + s_2$. Nyní buď $q = z + 1$, kde $z > 0$. Potom lze levou stranu nerovnosti **(III.5.a)** přepsat jako

$$\begin{aligned} p_1^q &= (s_1 + s_2)^{z+1} = (s_1 + s_2) * (s_1 + s_2)^z \\ &= s_1(s_1 + s_2)^z + s_2(s_1 + s_2)^z. \end{aligned} \quad (\text{III.6})$$

Mocninná funkce a^x je pro všechna $a, x > 0$ ryze rostoucí. Dále všechny proporcionální abundance musí být kladné, platí tedy, že

$$\begin{aligned} s_1(s_1 + s_2)^z + s_2(s_1 + s_2)^z &> s_1(s_1)^z + s_2(s_2)^z = s_1^{z+1} + s_2^{z+1} \\ &= s_1^q + s_2^q. \end{aligned} \quad (\text{III.7})$$

Nyní nechť $q < 1$. Pro tento případ lze nerovnost **(III.2)** upravit na nerovnost **(III.3)** s opačným znaménkem, protože platí, že $(q - 1) > 0$. Nerovnost

$$\sum_{i=1}^{N-k} p_i^q + \sum_{i=N-k+1}^N p_i^q < \sum_{i=1}^{N-k} s_i^q + \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i^q \quad (\text{III.8})$$

Lze stejným zjednodušením jako u vztahů **(III.4)** a **(III.5)** upravit na tvar

$$p_1^q < s_1^q + s_2^q. \quad (\text{III.9})$$

Buď nyní $q = z + 1$ kde $z < 0$. Mocniná funkce a^x je pro kladná a a záporná x ryze klesající. Proto lze pomocí rozložení jako ve vztahu (III.6) nerovnost (III.9) upravit na tvar

$$\begin{aligned} s_1(s_1 + s_2)^z + s_2(s_1 + s_2)^z &< s_1(s_1)^z + s_2(s_2)^z = s_1^{z+1} + s_2^{z+1} \\ &= s_1^q + s_2^q. \end{aligned} \quad (\text{III.10})$$

Nyní nechť $q = 1$. Potom lze dle předpokladů tvrzení vztah pro výpočet gama diverzity prvního řádu (1.6) druhé taxonomické úrovně přepsat jako

$${}^1D(\gamma)_2 = \exp \left(- \sum_{i=1}^{N-k} s_i \ln s_i - \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i \ln s_i \right). \quad (\text{III.11})$$

Výslednou nerovnost pro $q = 1$, tedy ${}^1D(\gamma)_1 < {}^1D(\gamma)_2$ lze přepsat jako

$$\begin{aligned} \exp \left(- \sum_{i=1}^{N-k} p_i \ln p_i - \sum_{i=N-k+1}^N p_i \ln p_i \right) \\ < \exp \left(- \sum_{i=1}^{N-k} s_i \ln s_i - \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i \ln s_i \right), \end{aligned} \quad (\text{III.12})$$

kde platí stejné podmínky jako pro nerovnost (III.2). Tuto nerovnost lze zlogaritmovat a přičíst na obě strany společné členy jako v případě nerovnosti (III.3). Výslednou nerovnost

$$\sum_{i=N-k+1}^N p_i \ln p_i > \sum_{i=N-k+1}^{N+l} s_i \ln s_i \quad (\text{III.13})$$

Lze stejně jako nerovnost (III.4) zjednodušit položením $N = k = l = 1$ až na tvar

$$p_1 \ln p_1 > s_1 \ln(s_1) + s_2 \ln(s_2). \quad (\text{III.14})$$

Levou stranu rovnice lze podobně jako u nerovnosti (III.6) rozvinout na tvar

$$\begin{aligned} p_1 * \ln p_1 &= (s_1 + s_2) \ln(s_1 + s_2) \\ &= s_1 \ln(s_1 + s_2) + s_2 \ln(s_1 + s_2). \end{aligned} \quad (\text{III.15})$$

Přirozený logaritmus je však ryze rostoucí funkce, a proto platí, že

$$s_1 \ln(s_1 + s_2) + s_2 \ln(s_1 + s_2) > s_1 \ln s_1 + s_2 \ln s_2. \quad (\text{III.16})$$

Tím je tvrzení dokázáno ■

Tvrzení IV:

Jostova i Tuomisto alfa diverzita společenstva všech řádů bude vždy vyšší pro nižší taxonomickou úroveň (tedy např. rodová diverzita bude nižší než druhová diverzita) za podmínky, že nejméně jedna jednotka vyšší taxonomické úrovně ve společenstvu (např. rody) obsahuje nejméně dvě jednotky nižší taxonomické úrovně (např. druhy)

Důkaz IV:

Označím ${}^qD(\alpha_R)_1$ Jostovu alfa diverzitu taxonomické úrovně jedna (např. rodovou diverzitu) a ${}^qD(\alpha_R)_2$ diverzitu taxonomické úrovně dva (např. druhovou diverzitu). Stejně značení zvolím pro Tuomisto alfa diverzitu, tedy ${}^qD(\alpha_T)_1$ a ${}^qD(\alpha_T)_2$. Nechť každá lokalita obsahuje libovolné M taxonů první taxonomické úrovně. Dále nechť k taxonů první taxonomické úrovně obsahuje l taxonů druhé taxonomické úrovně.

Nejprve ukážu, že tvrzení platí pro Jostovu alfa diverzitu pro $q \neq 1$. Protože se váha alfa lokalit nemění se změnou taxonomické úrovně, lze Jostovu alfa diverzitu (1.7) pro druhou taxonomickou úroveň přepsat na tvar

$${}^qD(\alpha_R)_2 = \left(\frac{\sum_{j=1}^S w_j^q (\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q)}{\sum_{j=1}^S w_j^q} \right)^{\frac{1}{1-q}}, \quad (\text{IV.1})$$

kde s_i jsou proporcionální abundance taxonů druhé taxonomické úrovně. Dokazované tvrzení, ${}^qD(\alpha_R)_1 < {}^qD(\alpha_R)_2$ lze tedy přepsat jako

$$\begin{aligned} & \left(\frac{\sum_{j=1}^S w_j^q (\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij}^q)}{\sum_{j=1}^S w_j^q} \right)^{\frac{1}{1-q}} \\ & < \left(\frac{\sum_{j=1}^S w_j^q (\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q)}{\sum_{j=1}^S w_j^q} \right)^{\frac{1}{1-q}}, \end{aligned} \quad (\text{IV.2})$$

Zde platí podmínky, že $\sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij} = \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}$ a že $s_{ij} = p_{ij}$ pro každé i v intervalu $(1, M - k)$. Druhá podmínka je identická s podmínkou ze vztahu (III.2) a první podmínka plyne z toho, že váhy lokalit jsou stejné pro všechny taxonomické úrovně. Necht' nyní $q > 1$. Celou nerovnost lze zlogaritmovat, vynásobit $(q - 1) < 0$ a zpětně transformovat exponenciální funkcí. Vzniklou nerovnost

$$\frac{\sum_{j=1}^S w_j^q (\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij}^q)}{\sum_{j=1}^S w_j^q} > \frac{\sum_{j=1}^S w_j^q (\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q)}{\sum_{j=1}^S w_j^q} \quad (\text{IV.3})$$

Lze dále vynásobit kladným jmenovatelem na tvar

$$\sum_{j=1}^S w_j^q \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij}^q \right) > \sum_{j=1}^S w_j^q \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q \right). \quad (\text{IV.4})$$

Nyní zvolím libovolnou e -tou lokalitu. Dokazované tvrzení pro tuto lokalitu je

$$w_e^q \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} p_{ie}^q + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e} p_{ie}^q \right) > w_e^q \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} s_{ie}^q + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e+l} s_{ie}^q \right). \quad (\text{IV.5})$$

Po vynásobení kladným $\frac{1}{w_e^q}$ je nerovnost stejná jako nerovnost (III.3). Stejná nerovnost tedy platí pro všechny lokality a tvrzení je pro Jostovu alfa diverzitu a $q > 1$ dokázáno.

Necht' nyní $q < 1$. Nerovnost (IV.2) lze stejnými úpravami jako u nerovnosti (IV.3) převést na tvar

$$\frac{\sum_{j=1}^S w_j^q (\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij}^q)}{\sum_{j=1}^S w_j^q} < \frac{\sum_{j=1}^S w_j^q (\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q)}{\sum_{j=1}^S w_j^q}. \quad (\text{IV.6})$$

Po vynásobení společným kladným jmenovatelem a výběrem libovolné e -té lokality stačí ukázat, že

$$w_e^q \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} p_{ie}^q + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e} p_{ie}^q \right) < w_e^q \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} s_{ie}^q + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e+l} s_{ie}^q \right). \quad (\text{IV.7})$$

Tato nerovnost je po vynásobení kladným $\frac{1}{w_e^q}$ stejná jako nerovnost **(III.8)**. Stejná nerovnost tedy platí pro všechny lokality a tvrzení je pro Jostovu alfa diverzitu a $q < 1$ dokázáno.

Nyní ukážu, že tvrzení platí pro Tuomisto alfa diverzitu pro $q \neq 1$ **(1.9)**. Tuomisto alfa diverzita druhé taxonomické úrovně lze napsat jako

$${}^q D(\alpha_T)_2 = \left(\sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q \right) \right)^{\frac{1}{1-q}}. \quad (\text{IV.8})$$

Dokazované tvrzení, ${}^q D(\alpha_T)_1 < {}^q D(\alpha_T)_2$ lze tedy přepsat jako

$$\begin{aligned} & \left(\sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij}^q \right) \right)^{\frac{1}{1-q}} \\ & < \left(\sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q \right) \right)^{\frac{1}{1-q}}. \end{aligned} \quad (\text{IV.9})$$

Pro nerovnost **(IV.9)** platí stejné podmínky jako pro nerovnost **(IV.2)**. Necht' nyní $q > 1$. Stejnými úpravami jako u nerovnosti **(IV.3)** lze tuto nerovnost převést na tvar

$$\begin{aligned} & \sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij}^q \right) \\ & > \sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q \right). \end{aligned} \quad (\text{IV.10})$$

Nyní vyberu libovolnou e -tou lokalitu. Pro tuto lokalitu platí, že

$$w_e \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ie}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ie}^q \right) > w_e \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ie}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ie}^q \right). \quad (\text{IV.11})$$

Po vynásobení kladným $\frac{1}{w_e}$ je nerovnost stejná jako nerovnost **(III.3)**. Díky libovolnosti e -té lokality je tvrzení pro Tuomisto alfa diverzitu a $q > 1$ dokázáno.

Nechť nyní $q < 1$. Nerovnost **(IV.9)** lze stejnými úpravami jako u nerovnosti **(IV.3)** převést na tvar

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij}^q \right) \\ < \sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij}^q + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij}^q \right). \end{aligned} \quad (\text{IV.12})$$

Nyní vyberu libovolnou e -tou lokalitu. Pro tuto lokalitu platí, že

$$w_e \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} p_{ie}^q + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e} p_{ie}^q \right) < w_e \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} s_{ie}^q + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e+l} s_{ie}^q \right). \quad (\text{IV.13})$$

Po vynásobení kladným $\frac{1}{w_e}$ je nerovnost stejná jako nerovnost **(III.8)**. Díky libovolnosti e -té lokality je tvrzení pro Tuomisto alfa diverzitu a $q < 1$ dokázáno.

Buď nyní $q = 1$. Alfa diverzitu prvního řádu a druhé taxonomické úrovně lze napsat jako

$${}^1D(\alpha)_2 = \exp \left(- \sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij} \ln s_{ij} + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j+l} s_{ij} \ln s_{ij} \right) \right). \quad (\text{IV.14})$$

Dokazované tvrzení, ${}^1D(\alpha)_1 < {}^1D(\alpha)_2$ lze tedy přepsat jako

$$\begin{aligned}
& \exp \left(- \sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} p_{ij} \ln p_{ij} + \sum_{i=M_j-k+1}^{M_j} p_{ij} \ln p_{ij} \right) \right) \\
& < \exp \left(- \sum_{j=1}^S w_j \left(\sum_{i=1}^{M_j-k} s_{ij} \ln s_{ij} \right. \right. \\
& \quad \left. \left. + \sum_{i=k+1}^{M_j+l} s_{ij} \ln s_{ij} \right) \right),
\end{aligned} \tag{IV.15}$$

kde platí stejné podmínky jako u nerovnosti **(IV.2)**. Tuto nerovnost lze stejnými úpravami jako nerovnost **(III.12)** a výběrem libovolné e -té lokality přepsat na

$$\begin{aligned}
& w_e \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} p_{ie} \ln p_{ie} + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e} p_{ie} \ln p_{ie} \right) \\
& > w_e \left(\sum_{i=1}^{M_e-k} s_{ie} \ln s_{ie} + \sum_{i=M_e-k+1}^{M_e+l} s_{ie} \ln s_{ie} \right).
\end{aligned} \tag{IV.16}$$

Tato nerovnost je po vynásobení kladným $\frac{1}{w_e}$ a odečtení stejných členů stejná jako nerovnost **(III.13)**. Díky libovolnosti e -té lokality je tvrzení dokázáno pro poslední zbývající řád $q = 1$ ■

Tvrzení V:

Jostova beta diverzita řádu nula jednoho společenstva se může při přechodu z vyšší taxonomické úrovně (např. rodové úrovně) na nižší taxonomickou úroveň (např. druhovou úroveň) zvýšit i snížit.

Důkaz V:

Jostovu beta diverzitu řádu nula první taxonomické úrovně lze napsat jako

$${}^0 D(\beta_j)_1 = \frac{N * S}{\sum_j M_j}, \tag{V.1}$$

kde S je počet alfa lokalit, N je počet taxonů v celé oblasti gama diverzity a $\sum_j M_j$ je součet taxonů ve všech alfa lokalitách. Potom lze Jostovu beta diverzitu druhé taxonomické úrovně rozvinout na tvar

$${}^0D(\beta_J)_2 = \frac{S * (N + A)}{\sum_j M_j + B}, \quad (\text{V.2})$$

kde A a B jsou kladná čísla. Na druhé taxonomické úrovni je tedy $(N + A)$ taxonů druhé taxonomické úrovně a ve všech alfa lokalitách je dohromady $\sum_j M_j + B$ taxonů druhé taxonomické úrovně. Dále platí nerovnost, že

$$A \leq B \leq \left(A * \sum_j M_j \right) - \sum_j M_j. \quad (\text{V.3})$$

V limitním případě lze tedy vztah **(V.2)** přepsat jako

$${}^0D(\beta_J)_2 = \frac{S * (N + A)}{A * \sum_j M_j}, \quad (\text{V.4})$$

Nechť nyní $A = N = 3$. Potom platí, že

$$A * N > N + A. \quad (\text{V.5})$$

Nerovnost **(V.5)** lze ekvivalentními úpravami převést na tvar

$$\frac{N * S}{\sum_j M_j} > \frac{(N + A) * S}{A * (\sum_j M_j)}. \quad (\text{V.6})$$

Pro uvedené podmínky je tedy ${}^0D(\beta_J)_2 < {}^0D(\beta_J)_1$. Nechť nyní $A = 1, N = 2$. Potom platí

$$A * N < N + A. \quad (\text{V.7})$$

A odtud stejnými úpravami jako u vztahu **(V.6)** platí, že ${}^0D(\beta_J)_2 > {}^0D(\beta_J)_1$. Tvzení je tedy dokázáno ■